# Gewöhnung an Signale der innerartlichen Kommunikation beim Buchfinken Fringilla coelebs L. (Aves, Passeriformes, Fringillidae) unter Freiland- und Laborbedingungen

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung der Doktorwürde
im Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg/Lahn

vorgelegt von
Herbert Zucchi
aus Kassel

Marburg/Lahn 1979

Fotodruck Symon und Wagner OHG · 3550 Marburg · Biegenstraße 5

# Gewöhnung an Signale der innerartlichen Kommunikation beim Buchfinken Fringilla coelebs L. (Aves, Passeriformes, Fringillidae) unter Freiland- und Laborbedingungen

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung der Doktorwürde
im Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg/Lahn

vorgelegt von
Herbert Zucchi
aus Kassel

Marburg/Lahn 1979

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Vom Fachbereich Biologie der Philipps-Universität
Marburg/Lahn als Dissertation angenommen am 11.7.1979
Tag der mündlichen Prüfung am 18.7.1979
Berichterstatterin: Prof. Dr. Chr. Buchholtz
Mitberichterstatter: Prof. Dr. K. Kalmring
Dr. H.-H. Bergmann

Bine, Matti und Frederick
gewidmet

## Inhaltsverzeichnis


| | | Seite |
|---|---|---|
| Einleitung | ..... | 1-5 |
| 1. | Das Alarmverhalten des Buchfinken... | 6-7 |
| 2. | Relative Wirksamkeit der Auslöser... | 8-21 |
| 2.1. | Versuchstiere..... | 8 |
| 2.2. | Methode..... | 9-14 |
| 2.3. | Ergebnisse..... | 14-19 |
| 2.4. | Diskussion..... | 20-21 |
| 3. | Gewöhnungsversuche im Freiland..... | 22-51 |
| 3.1. | Zur Biologie des Buchfinken..... | 22-23 |
| 3.2. | Methode..... | 23-26 |
| 3.3. | Ergebnisse..... | 27-46 |
| 3.3.1. | Die Paare im Amöneburger Becken..... | 27-43 |
| 3.3.2. | Die Paare in Marburg..... | 44-46 |
| 3.4. | Diskussion..... | 47-51 |
| 4. | Gewöhnungsversuche am Winterschwarm in einer Freiflug-Voliere..... | 52-57 |
| 4.1. | Methode..... | 52-53 |
| 4.2. | Ergebnisse..... | 54-55 |
| 4.3. | Diskussion..... | 56-57 |
| 5. | Gewöhnungsversuche im Labor..... | 58-128 |
| 5.1. | Versuchstiere..... | 58 |
| 5.2. | Versuchsanlage..... | 58-60 |
| 5.3. | Generelle Methode..... | 60-61 |
| 5.4. | Gewöhnung an variante Signale I..... | 61-95 |
| 5.4.1. | Methode..... | 62-65 |
| 5.4.2. | Ergebnisse..... | 66-88 |
| 5.4.3. | Diskussion..... | 89-95 |
| 5.5. | Gewöhnung an variante Signale II.... | 96-110 |
| 5.5.1. | Methode..... | 96-98 |
| 5.5.2. | Ergebnisse..... | 98-107 |
| 5.5.3. | Diskussion..... | 108-110 |
| 5.6. | Der Einfluß von Isolation auf die Gewöhnung..... | 111-128 |
| 5.6.1. | Methode..... | 111-113 |
| 5.6.2. | Ergebnisse..... | 114-125 |
| 5.6.3. | Diskussion..... | 126-128 |
| Zusammenfassung..... | | 129-132 |
| Literaturverzeichnis..... | | 133-139 |
| Danksagungen, Lebenslauf..... | | 140-141 |

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546011_0041

## Einleitung

Löst man wiederholt die gleiche Verhaltensweise bei einem Tier aus, so fallen seine Reaktionen auf den dargebotenen Reiz meist ab und können schließlich ganz ausbleiben. Handelt es sich dabei nicht um Rezeptoradaptation, Muskelermüdung, Ermüdung zentraler motorischer Zentren sowie Extinktion erlernten Verhaltens und wurde bei der Reizung nicht die Refraktärphase neuraler Strukturen unterboten, so spricht man von Habituation und definiert sie als reizspezifische Reaktionsabnahme infolge wiederholter oder ständiger Darbietung eines die Reaktion auslösenden Reizes (THORPE 1963, THOMPSON & SPENCER 1966, HORN & HINDE 1970, PEEKE & HERZ 1973, WYERS et al. 1973, KANDEL 1976, ROSENZWEIG & BENNETT 1976, STANLEY 1976, TIGHE & LEATON 1976 u.a.). Darunter fallen sowohl relativ kurzfristige Reaktionsminderungen, wie sie in Arbeiten von PRECHTL (1952) als afferente Adaptation, von FRANZISKET (1953) als afferente Ermüdung und von SCHLEIDT (1954) als afferente Drosselung beschrieben sind, als auch relativ langfristige reizspezifische Verhaltensabnahmen (HINDE 1954, SCHLEIDT 1961, BÜRGER 1972, GROSS 1974, ZUCCHI 1975, ZUCCHI & BERGMANN 1975 u.a.). Im letzteren Fall muß man annehmen, daß dieser Prozeß auf einer Informationsspeicherung basiert und somit bei den Lernprozessen anzusiedeln ist (BUCHHOLTZ 1973). Man spricht dann von Gewöhnung oder langfristiger Habituation (= long-term habituation) und definiert sie als verhältnismäßig langandauernden Schwund einer Reaktion, der als Folge einer wiederholten Reizung eintritt, wenn sie nicht von einer Verstärkung gefolgt wird (THORPE 1963).
Sowohl die kürzerfristigen als auch die längerfristigen Prozesse sind nach operationalen Kriterien, wie sie von THOMPSON & SPENCER (1966) aufgestellt wurden, charakterisiert. Überwiegend wird der Begriff Habituation in einem solchen rein operatio-

nalen Sinn verwendet. Aus den letzten Jahren liegen jedoch auch Arbeiten vor, die das Phänomen Habituation funktionell aufzuklären versuchten, und zwar sowohl für short-term habituation als auch für long-term habituation (CASTELLUCCI et al. 1970, KANDEL 1970, KUPFERMANN et al. 1970, PINSKER et al. 1970, CAREW et al. 1972, WINE & KRASNE 1972, CAREW & KANDEL 1973, KRASNE 1973, WINE et al. 1975, CASTELLUCCI & KANDEL 1976, KANDEL 1976, KRASNE 1976).

In der vorliegenden Arbeit geht es ausschließlich um längerfristige Reaktionsminderungen, also um den Lernprozeß der Gewöhnung. Er bewirkt bei einem Tier eine Verhaltensänderung derart, daß ein primär auslösender Reiz nicht mehr beantwortet wird. Rein formal stellt Gewöhnung damit eine Umkehr der Klassischen Konditionierung dar, bei der ein ehemals neutraler Reiz für ein Tier zu einem auslösenden wird. Während des Gewöhnungsvorgangs wird die Selektivität verantwortlicher Reizfiltermechanismen also gesteigert, wie besonders aus Untersuchungen von SCHLEIDT (1961) hervorgeht: ein bestehender Auslösemechanismus (AM) wird durch Informationsspeicherung in seiner Wirksamkeit verändert (BUCHHOLTZ 1973).

Als Kriterium für Gewöhnung gilt hohe Reizspezifität (SZLEP 1964, THOMPSON & SPENCER 1966, GLASER 1968, PEEKE & PEEKE 1970 u.a.): verändert man den Reiz, an den sich Tiere gewöhnt haben, in einem oder mehreren Parametern, oder treten neue Reize hinzu, so steigen ihre Reaktionen wieder an. Weiterhin ist für diesen Lernprozeß charakteristisch, daß bei hoher Reizintensität eine langsamere Reaktionsminderung erfolgt als bei schwacher Reizintensität (THOMPSON & SPENCER 1966, PEEKE & PEEKE 1970 u.a.). Schließlich erfolgt bei der Gewöhnung eine diskontinuierliche Reaktionsabnahme (CLAYTON & HINDE 1968, BÜRGER 1972 u.a.). Die hier genannten Kriterien kommen allerdings nicht in allen aufgeführten Publikationen gemeinsam zum Ausdruck.

Gewöhnung ist, wie andere Lernvorgänge auch, reversibel. Bleibt der spezifische Reiz über einen längeren Zeitraum aus, so tritt Löschung ein, die betreffende Verhaltensweise "erholt" sich (BUCHHOLTZ 1971). FILE (1973 a) u.a. zeigten, daß das Vergessen sehr langsam vor sich geht. Bei Nannacara anomala verläuft die Löschung weitaus langsamer als der Lernvorgang selbst (BÜRGER 1972). Dieses kann ein zusätzliches Kriterium dafür sein, daß Gewöhnung ein Lernprozeß ist.
Gewöhnt man einen Organismus erneut an den gleichen Reiz, so kann der Gewöhnungsprozeß schneller verlaufen als beim ersten Versuch (GLASER 1968).

Die Fragestellungen der vorliegenden Arbeit bauen im wesentlichen auf einer früheren Untersuchung auf, die sich mit dem Alarmverhalten des Buchfinken Fringilla coelebs L., der Gewöhnbarkeit dieses Verhaltens und der Spezifität der Gewöhnung beschäftigte (ZUCCHI 1975). Auf das Alarmverhalten der Art soll im nächsten Kapitel ausführlich eingegangen werden, die wichtigsten anderen Ergebnisse seien hier kurz dargestellt.
Wird Buchfinken unter konstanten Laborbedingungen über einen längeren Zeitraum hin wiederholt die gleiche Attrappe mit arteigenen Alarmrufen angeboten, so reduzieren sie ihr Alarmverhalten darauf langzeitlich vollständig. Diese Verhaltensänderung fußt auf dem Lernprozeß der Gewöhnung und hält über längere Zeit an.
In der Lernphase der Gewöhnung werden wahrscheinlich einzelne Reizparameter gespeichert. Bietet man den Tieren nach erfolgter Gewöhnung die Klangattrappen in einzelnen Parametern abgeändert an, so erfolgen in den meisten Fällen wieder Reaktionen, d.h. die Gewöhnung ist an spezifische Alarmreize gekoppelt. In nahezu keinem Fall jedoch erreicht die Reaktionsintensität das Ausgangsniveau oder gar das Höchstniveau der Gewöhnungskurven, sodaß vermutet werden muß, daß die Tiere Invarianten zu bilden in

der Lage sind. Darunter ist zu verstehen, daß aus sich verändernden Reizen und Reizsituationen gleichbleibende Parameter wiedererkannt und herausgefiltert werden können. Daß Tiere zu solchen Leistungen in der Lage sein müssen, ergibt sich allein daraus, daß sie den im natürlichen Biotop erlernten Reizen nicht wiederholt in der selben Anordnung und der gleichen Spezifität begegnen (BUCHHOLTZ 1973). Invariantenbildung ist sowohl bei Insekten (WEHNER & LINDAUER 1967, MAZOCHIN-PORSHNVAKOV 1969) als auch bei Wirbeltieren (RENSCH & ALTEVOGT 1953, GIEBEL 1957, SAXENA 1960 u.a.) experimentell belegt worden.

An die Ergebnisse von ZUCCHI (1975) knüpfen drei Fragen an, die dieser Arbeit zugrunde liegen:

1. Können sich im Freiland lebende Buchfinken, also Tiere, die nicht unter gleichbleibenden Bedingungen leben, an konstant dargebotene arteigene Alarmrufe gewöhnen? Wie verläuft ggfs. der Gewöhnungsprozeß?
2. Können sich Buchfinken unter konstanten Bedingungen im Laborversuch auch an mehrere, in verschiedenen Parametern abgewandelte arteigene Alarmsignale gewöhnen, d.h. sind sie zur Invariantenbildung in der Lage?
3. Wie werden die verschiedenen Signalparameter beim Empfänger miteinander verrechnet?

Klärung der ersten Frage sollten Versuche im Freiland und in einer Freiflugvoliere bringen. Über Gewöhnungsprozesse im Freiland ist bislang relativ wenig bekannt, obwohl anzunehmen ist, daß dieser Lernart große Bedeutung zukommt; lernen doch die Tiere dadurch, auf bedeutungslose Reize nicht zu antworten. Darunter sind solche Reize zu verstehen, die weder Vor- noch Nachteile für ein Tier bringen (BUCHHOLTZ 1973), deren Beantwortung also überflüssig wäre. Die Untersuchungen von SCHLEIDT (1961) an jungen Truthühnern deuten darauf hin, wie Gewöhnungsprozesse im Freiland ablaufen könnten. Sie finden eine Bestätigung und Erweiterung in den Untersuchungen CURIOs (1969) an Darwinfinken

(Geospizinae). In beiden Fällen erfolgte eine Gewöhnung an außerartliche Signalreize.
Daß im Freiland auch eine Gewöhnung an arteigene Reize möglich ist, zeigen die Arbeiten von BROOKS & FALLS (1975 a, 1975 b) und FALLS & BROOKS (1975): territoriale Männchen von Zonotrichia albicollis reduzieren ihre Reaktionen auf das wiederholte Vorspielen des arteigenen Gesanges (siehe dazu auch BERGMANN 1978 und NÜRNBERGER 1978).
Andererseits liegen Ergebnisse vor, die zeigen, daß Freilandgewöhnung an bestimmte Reize (sowohl außerartliche als auch arteigene) nicht möglich ist: so gewöhnen sich junge Gänse zwar im Versuch an elterliche Warnrufe, nicht jedoch unter natürlichen Bedingungen (LORENZ 1961); und die Individuen einer Seeschwalbenkolonie gewöhnten sich zwar an ein in ihrer Kolonie brütendes Silbermöwenpaar, wenn dieses am Boden saß, attackierten die fliegenden Möwen aber immer und immer wieder (RYDEN 1970).

Zur Klärung der zweiten und dritten Fragestellung wurden Laborversuche durchgeführt.

Da sowohl die Experimente der früheren Untersuchung (ZUCCHI 1975) als auch die Laborversuche der vorliegenden Arbeit mit langen Isolationszeiten für die Vögel verbunden waren, sollte abschließend untersucht werden, wie sich diese Isolation auf den Gewöhnungsprozeß auswirkt.

Für die Experimente wurden Buchfinken ausgewählt, da zum einen ihre Ethologie sehr gut bekannt ist (MARLER 1956, NEWTON 1972), zum anderen sie für Versuche leicht zu beschaffen und im Freiland gut zu beobachten sind.

## 1. Das Alarmverhalten des Buchfinken

Dem Buchfinken stehen verschiedene Verhaltensweisen zur Verfügung, um auf Gefahrensituationen zu reagieren. Sie sind lokomotorischer, gefiedermotorischer und akustischer Art.
Fliegende Feinde lösen i.d.R. Flucht und Verstecken sowie Luftfeindrufe aus. Diese etwa mit "zieh" zu umschreibenden Rufe liegen zwischen 6,5 und 8 KHz, sind schwer lokalisierbar und ähneln den Rufen gleicher Funktion von anderen Arten, d.h. sie dienen auch der zwischenartlichen Verständigung (MARLER 1956, THIELCKE 1970 a).
Die Reaktion auf ruhende Luftfeinde sowie auf Bodenfeinde ist anderer Art: die Vögel reagieren mit Pinkalarm-Rufen, die im Frequenzbereich von 1 - 6 KHz liegen und ihre maximale Energieverteilung zwischen 3 und 4 KHz haben. Sie treffen zusammen mit dem bei 3,2 KHz liegenden empfindlichsten Bereich des Buchfinkengehörs (SCHWARTZKOPFF 1955). Einzeln hervorgebracht, dienen sie der Stimmfühlung, in Gruppen bzw. ständig wiederholt kommt ihnen Alarmfunktion zu. Auf Artgenossen wie auch auf Fremdgenossen wirken sie dann anlockend und alarmauslösend (MARLER 1956).
Schwache Gefahr löst bei Männchen Huid-Rufe oder Rülsch-Rufe aus, die aber auf die Zeit der reproduktiven Phase beschränkt sind und nach THIELCKE (1970 b) zwei Dialektformen mit gleicher Funktion darstellen. Nach eigenen Untersuchungen treten Huid- oder Rülsch-Rufe im Jahresverlauf zum ersten mal in der Zeit des Gesangsbeginns der Männchen auf. Von 1974 - 1978 wurden von 17 verschiedenen Buchfinken-Männchen, die in Gefangenschaft gehalten wurden, insgesamt 61 Gesangsbeginn-Daten gewonnen. 19 x lagen die ersten Huid- oder Rülsch-Rufe der Tiere in den 3 Tagen vor dem Tag des Gesangsbeginns, 17 x am gleichen Tag und 21 x in den drei folgenden Tagen. Dazu kommen noch 16 Daten über den Gesangsbeginn des Buchfinken im Freiland. Hier

konnten 9 x in den 3 Tagen davor, 5 x am gleichen Tag und 1 x am Tag danach Huid- bzw. Rülsch-Rufe gehört werden. Wird der Gesang zu Ende der reproduktiven Phase eingestellt, so sind auch die Huid- oder Rülsch-Rufe nicht mehr zu hören. Vereinzelt im Herbst nach der Mauser singende Tiere, im Freiland sowie in Gefangenschaft, zeigen auch Huid- oder Rülsch-Rufe. Der Schluß ist also naheliegend, daß sie wie der Gesang an Testosteronausschüttung gebunden sind und in direkter Beziehung zur reproduktiven Phase stehen. Die genaue Funktion dieser Rufe wird noch zu klären sein, da die bisherige Interpretation als schwache Alarmrufe sicher nicht ausreicht oder gar falsch ist.
Spielt man im Freiland Pinkalarm-Rufe über ein Tonbandgerät ab, so reagieren Buchfinken ebenfalls mit Pinkalarm, Männchen manchmal auch mit Huid- oder Rülsch-Rufen, die dann allerdings meist mit Pink-Rufen vermischt sind. Zeitweilig werden auch einige Luftfeindrufe sowie Flugrufe eingestreut; der Flugruf des Buchfinken ist ein kurzes "jüp" und ähnelt denen anderer Finkenarten (MARLER 1956). Die Vögel nähern sich der Schallquelle, häufig den Ort wechselnd, sträuben ihre Scheitelfedern und zucken regelmäßig mit dem Schwanz. Es kann auch beobachtet werden, daß die Tiere rufen, dabei aber still sitzen, andere zeigen starke lokomotorische Aktivität, rufen aber nicht; einzelne Tiere drücken sich und bleiben stumm, was eine Form des Tarnens darstellt. Schließlich verdecken manche Tiere die hellen Flügelsignale durch Hochziehen des Flankengefieders. Die einzelnen möglichen Alarm-Verhaltensweisen sind von Tier zu Tier ganz unterschiedlich kombiniert (FLEUSTER 1973, ZUCCHI 1975).

## 2. Relative Wirksamkeit der Auslöser

In allen in dieser Arbeit beschriebenen Versuchen sollte den Tieren wiederholt eine gleiche Klangattrappe (=Gewöhnungsattrappe) angeboten und die Reizspezifität der Gewöhnung anschließend durch veränderte Klangattrappen (=Spezifitätsattrappen) überprüft werden. Um die Reaktionen der Vögel auf alle angebotenen Reize nicht falsch einzuschätzen, mußte zunächst ihre von der Gewöhnung unabhängige relative Wirksamkeit untersucht werden.

### 2.1. Versuchstiere

Als Versuchstiere standen 12 Buchfinken-Männchen und 4 Buchfinken-Weibchen zur Verfügung. 5 Männchen stammten aus dem Handel, 6 Männchen und 2 Weibchen wurden als adulte Tiere im Freiland gefangen. 1Männchen und 2 Weibchen waren aus dem Nest genommene, von Hand aufgezogene Vögel. Zum Zeitpunkt der Versuche waren alle Tiere mehr als zweijährig. Waren die Vögel nicht im Versuch, so wurden sie einzeln oder paarweise in Käfigen mit den Maßen 100 x 50 x 40 cm gehalten. In den Käfigen hatten die Tiere Sicht- und Rufkontakt. Ihre Fütterung erfolgte täglich in den Vormittagsstunden. Gefüttert wurde mit Körnermischfutter, Weichfresserfutter, Mehlwürmern, Äpfeln, verschiedenen Beeren, kleingehackten Möhren, Gräsern sowie Klee, um dem breiten Nahrungsspektrum der Art Rechnung zu tragen (vgl. EBER 1956, NEWTON 1967, NEWTON 1972 und ZUCCHI 1976). In den den Buchfinken zur Verfügung stehenden Wassergefäßen, die auch zum Baden groß genug waren, wurde mit Vitaminlösung angereichertes Wasser geboten. Der morgenliche Hell-Dunkel-Wechsel im Haltungsraum entsprach dem natürlichen im Freiland. Abends war allerdings bisweilen sehr lange Zimmerbeleuchtung eingeschaltet, da der Haltungsraum gleichzeitig Arbeitsraum war. Im Haltungsraum herrschte normale Zimmertemperatur.

## 2.2. Methode

Die Experimente wurden nacheinander mit allen 18 Tieren durchgeführt. Jeder Vogel befand sich während der Versuchszeit allein im Versuchsraum, in dem konstante Bedingungen herrschten. Um den Tieren eine Adaptation an diese Verhältnisse sowie an von außen eindringende Geräusche zu ermöglichen, kamen sie jeweils zwei Tage vor Versuchsbeginn in den Raum. Dort herrschte ein Hell-Dunkel-Wechsel von 12 zu 12 Stunden ohne Dämmerungsphase. Das Licht schaltete sich täglich um 7.00 Uhr ein. Die Beleuchtungsstärke im Käfig betrug ca. 2000 Lx, die Temperatur 21°C.

Die Versuchsanlage ist in Abb. 1 dargestellt. Bei dem verwendeten Tonbandgerät handelte es sich um ein UHER 4200 Report Stereo IC. Der Lautsprecher hatte 4-8 Ohm und 20 Watt. Der Versuchskäfig enthielt zwei auf Mikroschaltern gelagerte Sitzstangen, die bei Belastung, also bei Landen, Abflug oder starker Bewegung des Vogels, einen Impuls auf den Miniskript-Event-Recorder übertrugen.

Zu testen waren die Attrappe, die in späteren Versuchen als Gewöhnungsattrappe diente (Attrappe I), sowie 13 weitere, die später in Spezifitätstests Verwendung finden sollten (Attrappen II - XIV). Sie sind in Abb. 2 schematisch dargestellt und im nachfolgenden Text ausführlich genannt. Die Attrappen wurden aus Tonaufnahmen natürlichen Buchfinkenalarms sowie aus verschiedenen Geräuschen zusammengestellt. Die Lautstärke konnte jeweils mit einem Dezibelmeter auf den gewünschten Wert eingestellt werden.

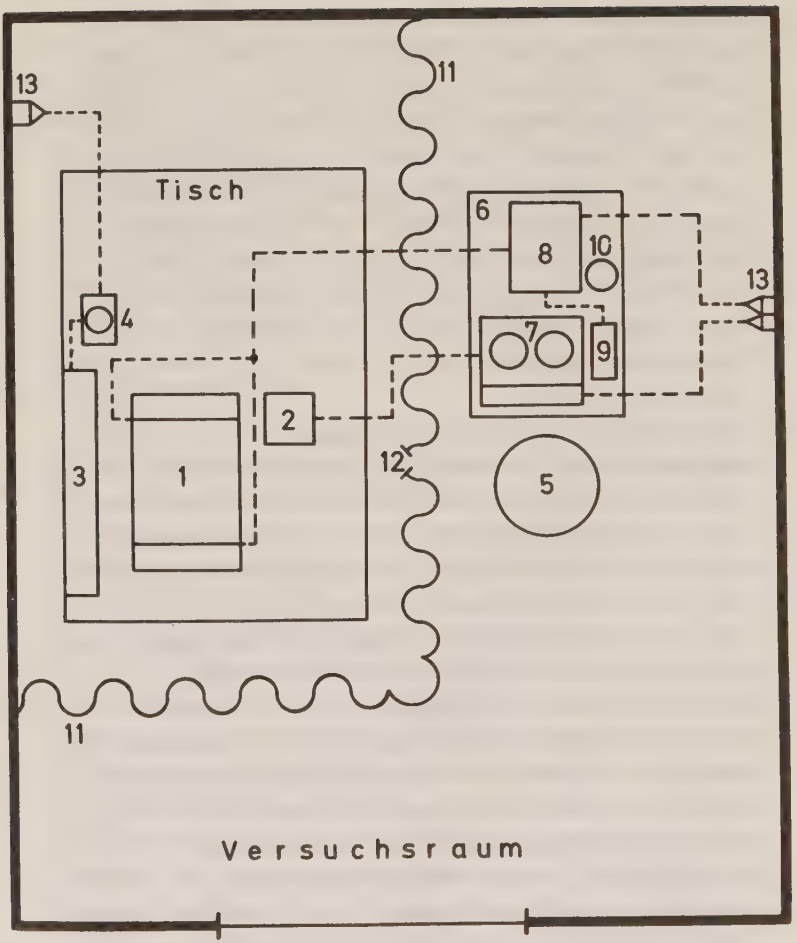



Abb. 1: Aufbau der Versuchsanlage (Aufsicht).
1 Versuchskäfig, 2 Lautsprecher, 3 Neonröhre, 4 Schaltuhr, 5 Hocker für Versuchsleiter, 6 Tischchen, 7 Tonbandgerät, 8 Miniskript, 9 Handtastpult, 10 Stoppuhr, 11 Vorhang, 12 Sehschlitz, 13 Steckdosen.
------ = Kabel

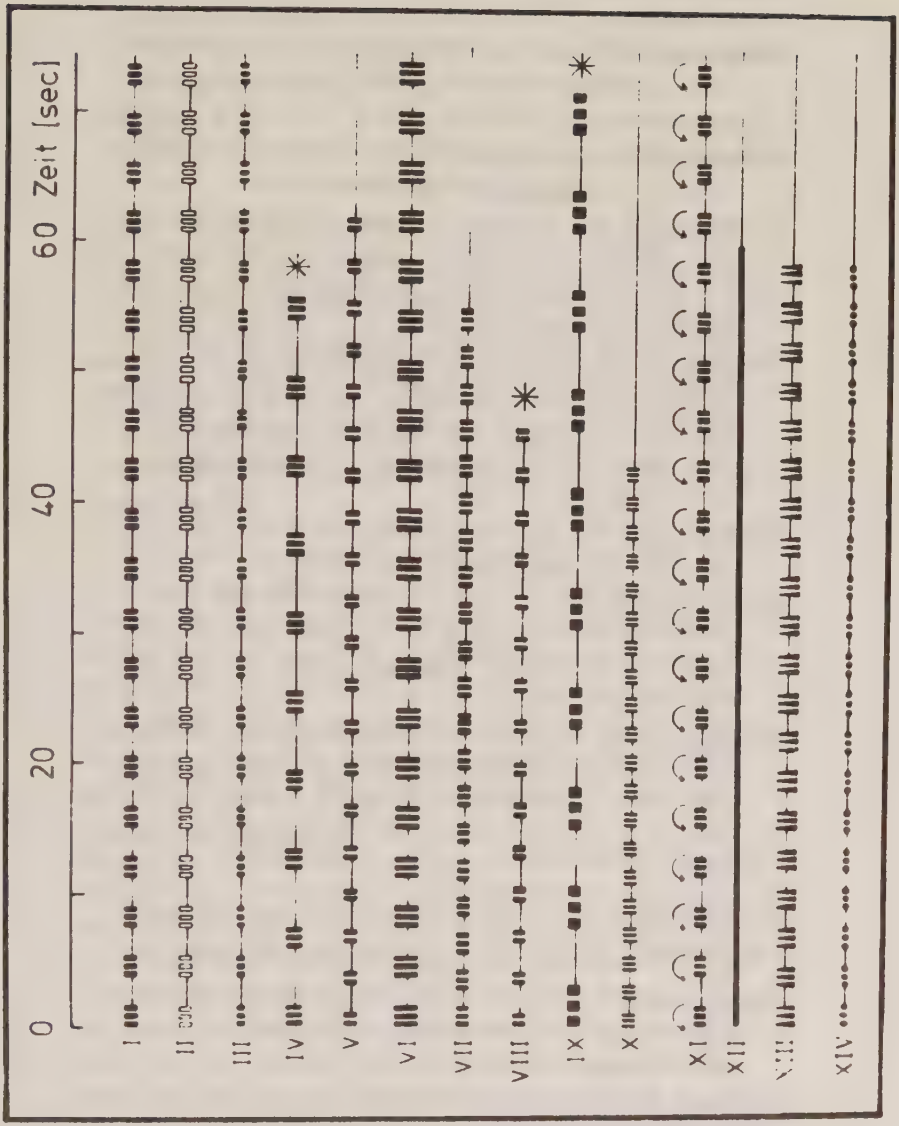



Abb. 2: Schematische Darstellung der 14 verwendeten Attrappen. Erklärung im Text. ✳ = Die Attrappen sind nur zur Hälfte dargestellt.

Attrappe I: 20 hintereinandergespielte 3-silbige geräuschhafte Pinkalarm-Rufe; Abstand zwischen den Rufen jeweils ca. 2,5 sec.; Länge der Attrappe: 1' 15''.

Attrappe II: Wie I, aber klanghafte Rufe eines anderen Vogels. Parameter der Klangqualität abgewandelt.

Attrappe III: Wie I, aber halbe Lautstärke. Parameter der Lautstärke abgewandelt.

Attrappe IV: Wie I, aber Abstand zwischen den Rufen jeweils ca. 5 sec.; Länge der Attrappe: 1' 50''. Parameter des Abstands zwischen den Rufen abgewandelt.

Attrappe V: 20 hintereinandergespielte 2-silbige geräuschhafte Pinkalarm-Rufe; Abstand zwischen den Rufen jeweils ca. 2,5 sec.; Länge der Attrappe: 1' 10''. Parameter der Silbigkeit abgewandelt.

Attrappe VI: Wie I, aber doppelte Lautstärke. Parameter der Lautstärke abgewandelt.

Attrappe VII: Wie I, aber Abstand zwischen den Rufen jeweils ca. 1,3 sec.; Länge der Attrappe: 56''. Parameter des Abstands zwischen den Rufen abgewandelt.

Attrappe VIII: 30 hintereinandergespielte 2-silbige geräuschhafte Pinkalarm-Rufe; Abstand zwischen den Rufen jeweils ca. 2,5 sec.; Länge der Attrappe: 1' 47''. Parameter der Silbigkeit abgewandelt.

Die Attrappen IX - XIV stellen, bezogen auf das Alarmverhalten der Tiere, unspezifische Reize dar.

Attrappe IX: I in halber Geschwindigkeit; Abstand zwischen den Rufen jeweils ca. 5 sec.; Länge der Attrappe: 2' 30''.

Attrappe X: I in doppelter Geschwindigkeit; Abstand zwischen den Rufen jeweils ca. 1,3 sec.; Länge der Attrappe: 38''.

Attrappe XI: I rückwärts abgespielt.

Attrappe XII: Starkes gleichmäßiges Rauschen; Länge der Attrappe: 1'.

Attrappe XIII: 20 x 3-silbiges Pusten ins Mikrophon; Abstand zwischen dem einzelnen 3-silbigen Pusten jeweils ca. 2,5 sec.; Länge der Attrappe: 1'.

Attrappe XIV: 20 x 3-silbiges Klopfen; Abstand zwischen dem einzelnen 3-silbigen Klopfen jeweils ca. 2,5 sec.; Länge der Attrappe: 1'.

In der hier aufgeführten Reihenfolge fanden die Attrappen auch in den Experimenten zur relativen Wirksamkeit ihre Anwendung. Die Attrappen II - VIII weichen dabei in jeweils einem Parameter von der Attrappe I (=Gewöhnungsattrappe) ab, und zwar in solchen, die auch im Freiland einer ständigen Veränderung unterliegen. Mit den Attrappen IX - XIV sollte die Reaktion auf unspezifische Reize untersucht werden.

Versuchsbeginn war stets der dritte Tag nach Einsetzen eines Vogels in den Versuchsraum. Nach Betreten des Raumes wurde der Miniskript angestellt und 10 Minuten lang alle zu berücksichtigenden Verhaltensweisen der Vögel über ein Handtastpult bzw. über die Sitzstangenkontakte in den Schreiber eingegeben. Anschließend begann die Darbietung von Attrappe I, nach deren Einsetzen 10 Minuten lang wiederum alle erfaßbaren Alarmreaktionen in den Schreiber eingingen. Nach einer halbstündigen Pause erfolgte Reizung mit Attrappe II, nach einer weiteren halben Stunde mit Attrappe III und nach einer weiteren halben Stunde mit Attrappe IV. Die Registrierung dauerte nach Reizbeginn mit Attrappe IV noch 10 Minuten. Die Gesamtversuchsdauer betrug also 2 Stunden und 30 Minuten. Das Versuchstier kam nun in seinen Haltungsraum zurück, das zweite Tier wurde eingesetzt und unterlag am übernächsten Tag dem gleichen Versuchsablauf. Nachdem die ersten 4 Attrappen an allen 16 Vögeln getestet worden waren, folgte im zweiten Durchgang die Er-

probung der Attrappen V - IX und im dritten Durchgang der Attrappen X - XIV. Dabei verlängerte sich, da je eine Attrappe mehr als im ersten Durchgang angeboten wurde, die Versuchszeit und betrug 3 Stunden.
Versuchsbeginn war immer 8.30 Uhr, die Versuchszeit fiel somit mit dem Hauptaktivitätsmaximum des Buchfinken zusammen (ASCHOFF & HONMA 1959; Abb. 3). Die Versuche erfolgten in den Monaten März - Juni.

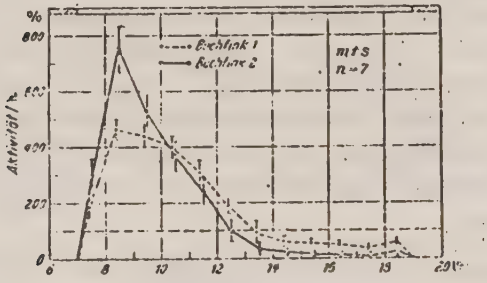



Abb. 3: Tagesperiodischer Verlauf der Aktivität zweier Buchfinken, über je 7 Tage gemittelt (aus ASCHOFF & HONMA 1959).

## 2.3. Ergebnisse

Nachfolgend sind die Reaktionen der einzelnen Vögel, die auf die 14 ihnen angebotenen Klangattrappen beobachtet werden konnten, tabellarisch aufgeführt.

Tabelle 1: Die Reaktionen der einzelnen Versuchstiere und ihre aufgetretenen Kombinationen nach Vorspielen der Attrappen I - XIV. M = Männchen, W = Weibchen. In runden Klammern: konnte nicht quantitativ erfaßt werden; in eckigen Klammern: trat unregelmäßig auf. elA = erhöhte lokomotorische Aktivität; vlA = verringerte lokomotorische Aktivität; ASch = Aufstellen der Scheitelfedern; VFl = Verdecken der hellen Flügelsignale; Schz = Schwanzzucken.

| VOGEL | | AKUSTISCHE REAKTIONEN | | | | LOKOMOTORISCHE REAKTIONEN | | | GEFIEDERMOTORISCHE REAKTIONEN | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | pink | rülsch | huid | jüp | Verharren | elA | vlA | ASch | VFl | Schz |
| 1 | M | x | | [x] | | | (x) | | (x) | | |
| 2 | M | x | | | [x] | | | | | | |
| 3 | M | x | | | | | (x) | | (x) | | (x) |
| 4 | M | x | | | | | | | (x) | | (x) |
| 5 | M | x | [x] | | | | | (x) | | | (x) |
| 6 | M | | | | | x | | | | (x) | |
| 7 | M | | | | | x | | | (x) | | |
| 8 | M | | | | | x | | | | (x) | |
| 9 | M | | | | [x] | x | | | | (x) | |
| 10 | M | | | | | x | | | | | |
| 11 | M | | | | | x | | | | (x) | |
| 12 | M | [x] | | | | [x] | [x] | [x] | [x] | | [x] |
| 13 | W | x | | | | | | | (x) | | |
| 14 | W | x | | | | | (x) | | (x) | | (x) |
| 15 | W | | | | | x | | | (x) | | |
| 16 | W | | | | | | | | [x] | | |

7 Vögel reagierten also regelmäßig mit akustischem Verhalten, 7 weitere mit Verharren. Nur diese beiden Parameter ließen sich mit der hier angewandten Methode quantifizieren und darstellen (Abb. 4 und 5). Alle anderen Reaktionen traten so unregelmäßig auf oder waren so schwer registrierbar, daß sie bei der Auswertung keine Berücksichtigung finden konnten. Schaut man in die Abb. 4, so sieht man die Tendenz, daß die Klangattrappen I -IV sowie VI und VII etwa gleichstark beantwortet zu werden scheinen. Die Reaktionen auf die Attrappen VIII und X erreichen ein höheres, die auf die Attrappen V, IX und XI ein niedrigeres Niveau. Die minimalste Beantwortung erfolgte auf die unspezifischen Reize der Attrappen XII - XIV, auf alle drei etwa gleichstark. Es muß ausdrücklich gesagt werden, daß hiermit Tendenzen, aber keine endgültig absicherbaren Aussagen aufgezeigt sind. Die Reaktionen der einzelnen Vögel ergaben etwa das gleiche Bild (Tabelle 2).
Das in Abb. 5 dargestellte Ergebnis der verharrenden Tiere deckt sich annähernd mit dem der rufenden Tiere, allerdings wurde nicht die Attrappe X, sondern die Attrappe VIII am stärksten beantwortet.

Die absoluten Werte der Reaktionen der einzelnen Vögel sind individuell stark unterschiedlich. Sie sind aus Tabelle 2 zu ersehen.

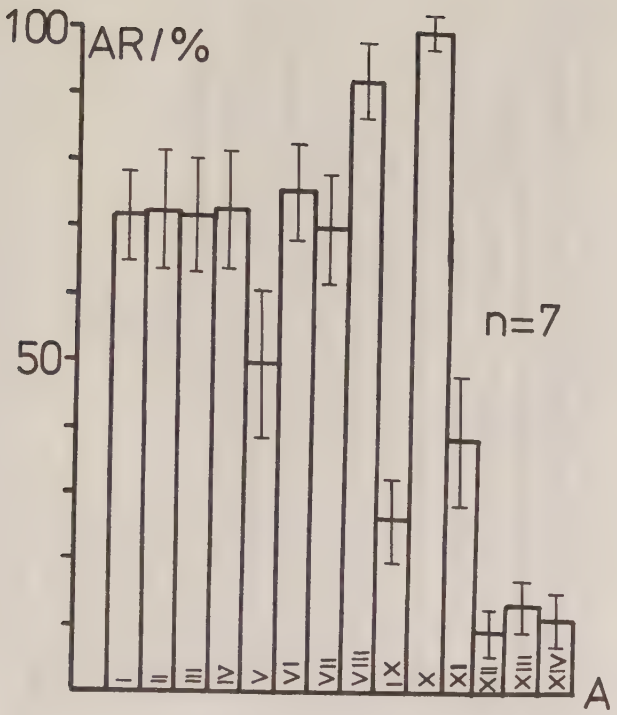



Abb. 4: Mittelwertsdarstellung der akustischen Reaktionen der 7 rufaktiven Vögel auf die Attrappen I - XIV. AR = Anzahl der Rufe; A = Attrappen.

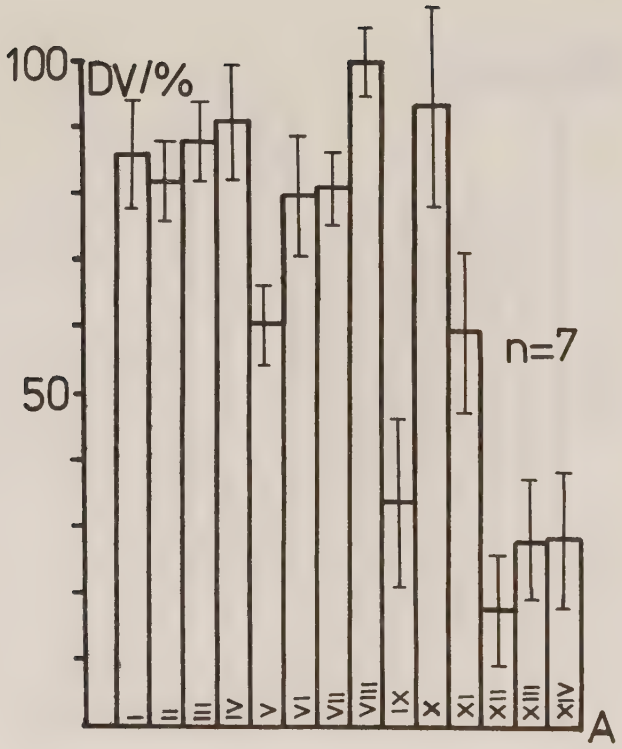



Abb. 5: Mittelwertsdarstellung der Reaktionen der 7 Vögel, die mit Verharren auf die Klangattrappen I - XIV reagierten. DV = Dauer des Verharrens; A = Attrappen.

Tabelle 2: Die absoluten Werte der Reaktionen der Versuchstiere auf die Attrappen I - XIV. Bei den Vögeln 1 - 7 ist die Anzahl der Pinkrufe angegeben, bei den Vögeln 8 - 14 die Dauer des Verharrens in Sekunden.
M = Männchen, W = Weibchen.

| | | ATTRAPPEN | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| VOGEL | | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII | XIII | XIV |
| 1 | M | 173 | 182 | 160 | 169 | 126 | 206 | 167 | 215 | 51 | 241 | 58 | 39 | 48 | 52 |
| 2 | M | 104 | 99 | 111 | 92 | 69 | 127 | 98 | 151 | 11 | 172 | 54 | 3 | 23 | 16 |
| 3 | M | 47 | 45 | 49 | 52 | 50 | 47 | 42 | 54 | 21 | 48 | 39 | 9 | 12 | 4 |
| 4 | M | 303 | 331 | 310 | 341 | 169 | 297 | 305 | 371 | 67 | 362 | 186 | 12 | 34 | 71 |
| 5 | M | 144 | 139 | 166 | 154 | 62 | 174 | 138 | 203 | 67 | 267 | 62 | 34 | 22 | 26 |
| 6 | W | 119 | 137 | 128 | 112 | 73 | 124 | 134 | 156 | 57 | 149 | 68 | 25 | 34 | 8 |
| 7 | W | 125 | 114 | 95 | 131 | 87 | 106 | 112 | 172 | 82 | 226 | 49 | 4 | 2 | 9 |
| 8 | M | 175 | 134 | 152 | 187 | 106 | 89 | 122 | 157 | 21 | 146 | 118 | 0 | 27 | 53 |
| 9 | M | 69 | 65 | 72 | 85 | 48 | 67 | 62 | 95 | 19 | 107 | 76 | 19 | 22 | 11 |
| 10 | M | 159 | 146 | 163 | 142 | 105 | 139 | 167 | 207 | 0 | 263 | 64 | 0 | 0 | 0 |
| 11 | M | 82 | 119 | 125 | 96 | 62 | 112 | 123 | 114 | 87 | 143 | 109 | 31 | 42 | 61 |
| 12 | M | 357 | 317 | 366 | 371 | 256 | 337 | 316 | 411 | 92 | 76 | 194 | 72 | 112 | 48 |
| 13 | M | 248 | 219 | 210 | 238 | 167 | 264 | 226 | 275 | 109 | 258 | 53 | 25 | 64 | 88 |
| 14 | W | 178 | 167 | 182 | 194 | 145 | 171 | 156 | 196 | 127 | 194 | 148 | 95 | 117 | 108 |

## 2.4. Diskussion

Grundsätzlich scheinen beim Buchfinken zwei Hauptreaktionen im Funktionskreis Alarmverhalten aufzutreten: Vokalisation und Verharren. Ersteres ist in der Mehrzahl der Fälle mit einer Veränderung der Lokomotorik gekoppelt und kann im Fall einer erhöhten lokomotorischen Aktivität als Annäherung an die Reizquelle (Suchen der Gefahr) oder aber auch als Flucht vom Ort der Gefahr weg interpretiert werden, im Falle einer verringerten lokomotorischen Aktivität als gehemmte Annäherung oder gehemmte Flucht (ZUCCHI 1975). Desweiteren werden häufig gefiedermotorische Reaktionen mit akustischen kombiniert.

Verharren kann gedeutet werden als Verbergen vor der Gefahr, zumal dabei nie Alarmrufe geäußert werden. Für diese Interpretation spricht außerdem, daß in vielen Fällen gleichzeitig die hellen Flügelsignale durch Hochziehen des Flankengefieders verdeckt werden und damit die Tarnung noch verbessert wird. Auch andere Tiere,wie Fische, reagieren auf Schrecksignale mit Flucht oder Tarnen (HEILIGENBERG 1964).

Daß die Attrappen I - IV und VI und VII etwa gleichstark beantwortet werden, bedeutet, daß ihr Informationsgehalt für die Vögel etwa gleich sein muß. Demnach scheinen Lautstärke, Klangfarbe und Abstände zwischen den Rufen nach der vorliegenden Untersuchung keinen speziellen Informationswert zu besitzen. Attrappe V dagegen hat eine geringere Reizstärke, nämlich nur 40 "Pink" gegenüber 60 "Pink" der oben besprochenen Attrappen und wird dementsprechend auch niedriger beantwortet. Attrappe VIII entspricht von der "Pink"zahl her (60) den zuerst besprochenen, löst aber trotzdem stärker aus. Eine Interpretation dafür ist momentan nicht möglich. Die Reaktionen auf Attrappe IX liegen sehr niedrig. Es ist anzunehmen, daß der Pinkalarm in dieser langsam abgespielten Form gar nicht mehr als solcher erkannt und darauf vielmehr

wie auf einen unspezifischen Reiz reagiert wird (ZUCCHI 1975). Auf Attrappe X erfolgten sehr starke Reaktionen. Die maximale Energieverteilung dieser Rufe liegt bei 8 KHz (siehe ZUCCHI 1975), was auch für die Luftfeindrufe zutrifft. Möglicherweise wird dadurch eine starke Reaktion ausgelöst, daß der gleiche Hörbereich der Vögel tangiert wird wie von Luftfeindrufen. Eine weitere Erklärungsmöglichkeit wäre, daß die Rufe als übernormale Auslöser wirkten. SCHUBERT & OEHLER (1970) boten Zeisigen Kontaktrufe an. Auf solche, deren untere Frequenzbereiche weggefiltert waren, reagierten die Vögel übernormal. Im vorliegenden Fall wurden die Rufe in obere Frequenzbereiche verschoben, untere fehlten. In dieser Form vorgespielt, wirkten auch sie evtl. als übernormale Auslöser.

Attrappe XI löste relativ starkes Alarmverhalten aus. Da die Frequenzen die gleichen waren wie bei normalen Rufen und nur in umgekehrter Reihenfolge angeboten wurden, kann angenommen werden, daß gleiche Hörbereiche angesprochen wurden und somit relativ hohe Antworten zu beobachten waren. Die Attrappen XII - XIV stellten offenbar unspezifische Reize dar und wurden als solche wenig beantwortet.

Abschließend sei noch darauf hingewiesen, daß sich bei den vorliegenden Untersuchungen von Attrappe zu Attrappe bereits Lernen ereignet haben könnte. Da die Reizsituation konstant gehalten wurde, und die Ähnlichkeit gerade der Attrappen I - VIII sehr groß war, ist ein fortschreitender Gewöhnungsprozeß nicht auszuschließen. Die erzielten Werte liegen also evtl. durch erfolgtes Lernen niedriger als in Tests, die Lernen auf jeden Fall ausschließen würden. Anbieten der Attrappen in einer nach dem Zufallsprinzip gewählten Reihenfolge sowie größere zeitliche Abstände zwischen dem Vorspielen der einzelnen Attrappen würde Klarheit in diese Frage bringen.

## 3. Gewöhnungsversuche im Freiland

### 3.1. Zur Biologie des Buchfinken

Um die nachfolgenden Untersuchungen und deren Ergebnisse besser einschätzen zu können, seien vorweg einige Bemerkungen zur Biologie des Buchfinken gemacht. Es handelt sich bei der Art um eine der verbreitetsten Vogelarten Deutschlands, die das ganze Jahr über bei uns anzutreffen ist. Wintertags verlassen uns allerdings viele Individuen, um vor allem in West- oder Südwesteuropa zu überwintern. Die Tendenz der Weibchen, zu ziehen, ist größer als die der Männchen, sodaß die Zahl der Männchen bei uns im Winter überwiegt. Neben unseren einheimischen Buchfinken überwintern vor allem skandinavische Populationen in Deutschland, die dann in Schwärmen, oft mit anderen Finkenarten vergesellschaftet, z.B. mit Bergfinken Fringilla montifringilla, umherstreifen (SCHÜZ 1971).
Die folgenden Angaben beziehen sich auf die Arbeiten von MARLER (1956), NEWTON (1972) und NURNBERGER (1978). Mitte Februar beginnt das Fortpflanzungsverhalten der Tiere mit Gesang, folgender Revierbildung und anschließender Verpaarung, die ca. Anfang März abgeschlossen ist. Anfang April bis Anfang Mai, je nach Wetterlage und Region, erfolgen Nestbau, Eiablage und Brut. Der Nestbau geschieht in 2 - 6 Tagen und wird fast ausschließlich vom Weibchen bewerkstelligt. Das Nest wird i.d.R. nur für eine Brut verwendet. Das Gelege besteht aus 4 - 6 Eiern, pro Tag wird ein Ei gelegt, meist in den Vormittagsstunden. Oft werden zwei Bruten getätigt, die erste im April/Mai, die zweite im Juni/Juli. Es brütet meist nur das Weibchen. Die Brutdauer beträgt 12 - 13 Tage. Nach dem Schlüpfen werden die Jungen von Männchen und Weibchen gefüttert. Das gesamte Brutgeschäft spielt sich im Zentrum eines Revieres der streng territorialen Vögel ab. Das Normalrevier ist im Mittel 1,5 ha groß, kann aber auch andere, vor allem kleinere Flächen betragen. Entscheidend

dafür ist das Nahrungsangebot.
Mitte bis Ende Juli nimmt die reproduktive Phase ihr Ende, die Gonadentätigkeit kommt zur Ruhe und die Mauser setzt ein. Ende Oktober ist die Jahresvollmauser in der Regel abgeschlossen, es endet damit auch die absolute Refraktärphase. Bis zum Gesangsbeginn im Februar dauert dann die relative Refraktärphase an. Der Gesang als Teil des Fortpflanzungsverhaltens -über seine Funktion siehe ARNSTRONG (1963), THIELCKE(1970 a, 1970 b) u.a.- ist streng an Testosteronausschüttung und somit an das Gonadenwachstum gekoppelt. Er gibt also genauen Aufschluß über Beginn und Ende der reproduktiven Phase (STIEVE 1950, POULSON 1951, GORMAN 1974). Er beginnt morgens 10 - 20 Minuten nach dem Erwachen der Tiere (SCHEER 1950, 1952 a, 1952 b) und zeigt von Männchen zu Männchen große Unterschiede, ebenso sind regionale Dialekte ausgebildet (MARLER 1952).

## 3.2. Methode

Die Versuche sollten morgens durchgeführt werden, da beim Buchfinken zwischen Sonnenaufgang und Aktivitätsbeginn relativ konstante Beziehungen herrschen. Sein Aktivitätsende am Abend ist unregelmäßiger (DAAN 1976).
14 revierinnehabende Buchfinken-Paare wurden zwischen dem 12.4. und dem 20.4. 1976 am Rande des Amöneburger Beckens bei Marburg ausgemacht (Abb. 6). Ab dem 20.4.1976 ging ich 18 Tage lang jeden Morgen in der Zeit von kurz vor bis ca. 2 Stunden nach Sonnenaufgang exakt den gleichen Weg durch dieses Gebiet, der am Revierzentrum (=Neststandort) eines jeden Paares vorbeiführte. Dort blieb ich jeweils 5 Minuten stehen, beobachtete die Vögel und notierte ihre Alarm-Verhaltensweisen auf ein Diktiergerät (GRUNDIG Stenorette 2000). In diesen 18 Tagen sollten sich die Tiere an mich gewöhnen.
In der darauffolgenden Zeit bis zum 21.6.1976 spielte ich beim Stehenbleiben an den einzelnen Revier-

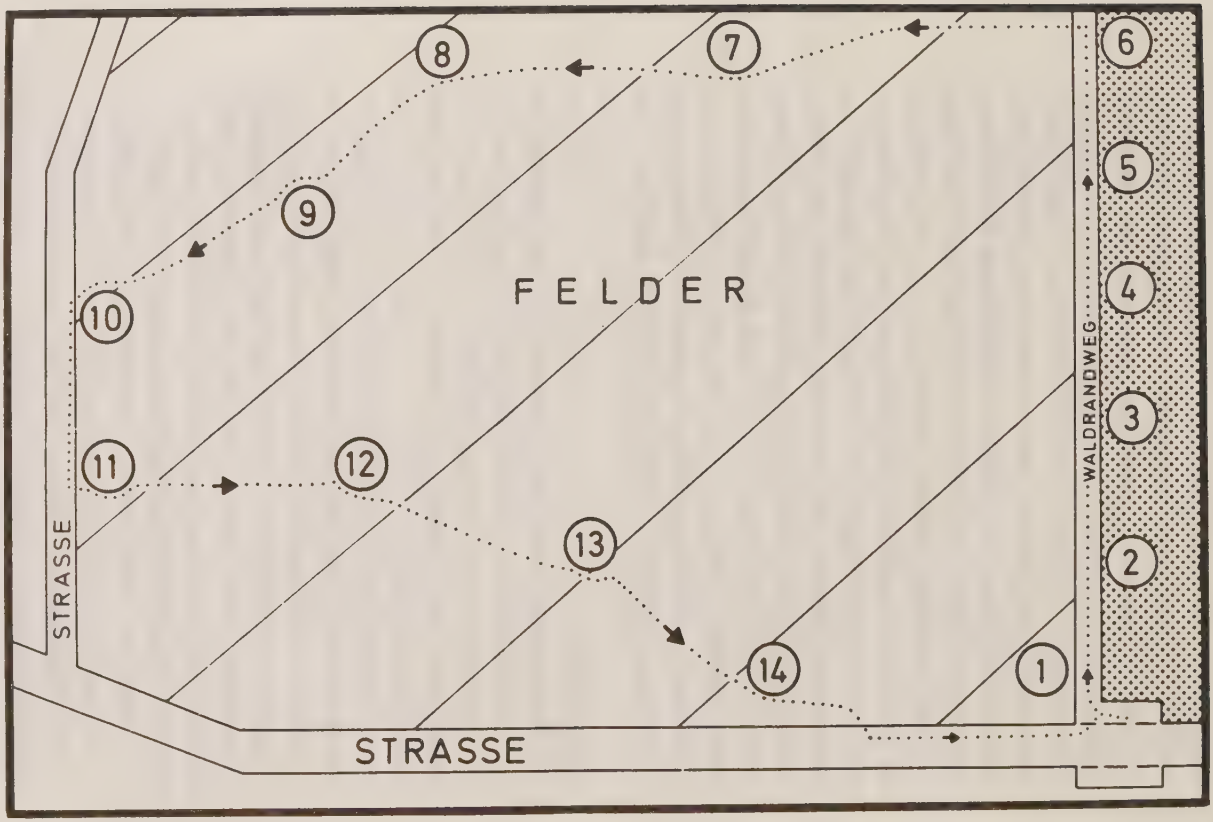



Abb. 6: Schematische Skizze des Untersuchungsgebietes am Rande des Amöneburger Beckens mit den Revierzentren der 14 Buchfinken-Paare. •••➡••• = beschrittener Weg

zentren von einem Tonbandgerät (UHER 4200 Report Stereo IC) täglich die gleiche Klangattrappe ab (Attrappe I = Gewöhnungsattrappe, S. 11/12). Die Reaktionen der Tiere wurden jeweils 5 Minuten lang auf einem Diktiergerat festgehalten. Nach erfolgter Gewöhnung an Attrappe I wurden den Paaren verschiedene Spezifitätsattrappen angeboten (S. 11/12/13). Der Gesamtweg betrug jeweils ca. 2 1/2 Stunden, Beginn war immer 20 Minuten vor Sonnenaufgang (Tabelle 3). Erster Versuchstag war der 20.4.1976, letzter der 21.6.1976.

Tabelle 3: Sonnenaufgänge im Versuchszeitraum

| | |
|---|---|
| 19.4. - 25.4.1976 | 5.12 Uhr |
| 26.4. - 2.5.1976 | 4.58 Uhr |
| 3.5. - 9.5.1976 | 4.45 Uhr |
| 10.5. - 16.5.1976 | 4.34 Uhr |
| 17.5. - 23.5.1976 | 4.24 Uhr |
| 24.5. - 30.5.1976 | 4.16 Uhr |
| 31.5. - 6.6.1976 | 4.09 Uhr |
| 7.6. - 13.6.1976 | 4.06 Uhr |
| 14.6. - 20.6.1976 | 4.05 Uhr |
| 21.6. - 27.6.1976 | 4.06 Uhr |
| 28.6. - 30.6.1976 | 4.10 Uhr |

Neben den 14 Paaren des Amöneburger Beckens wurden 4 Paare in Marburg zwischen der Weidenhäuser Lahnbrücke und der Bunsenstraße getestet, deren Reviere ich seit April 1976 kannte (Abb. 7). Die Methodik war die gleiche wie die oben beschriebene, jedoch wurde sofort am ersten Versuchstag die Gewöhnungsattrappe angeboten, da man davon ausgehen konnte, daß die Tiere an Menschen gewöhnt waren. Versuchsbeginn war jeweils 5.00 Uhr, Versuchsende 5.40 Uhr. Erster Versuchstag war der 16.6.1976, letzter der 29.6.1976.

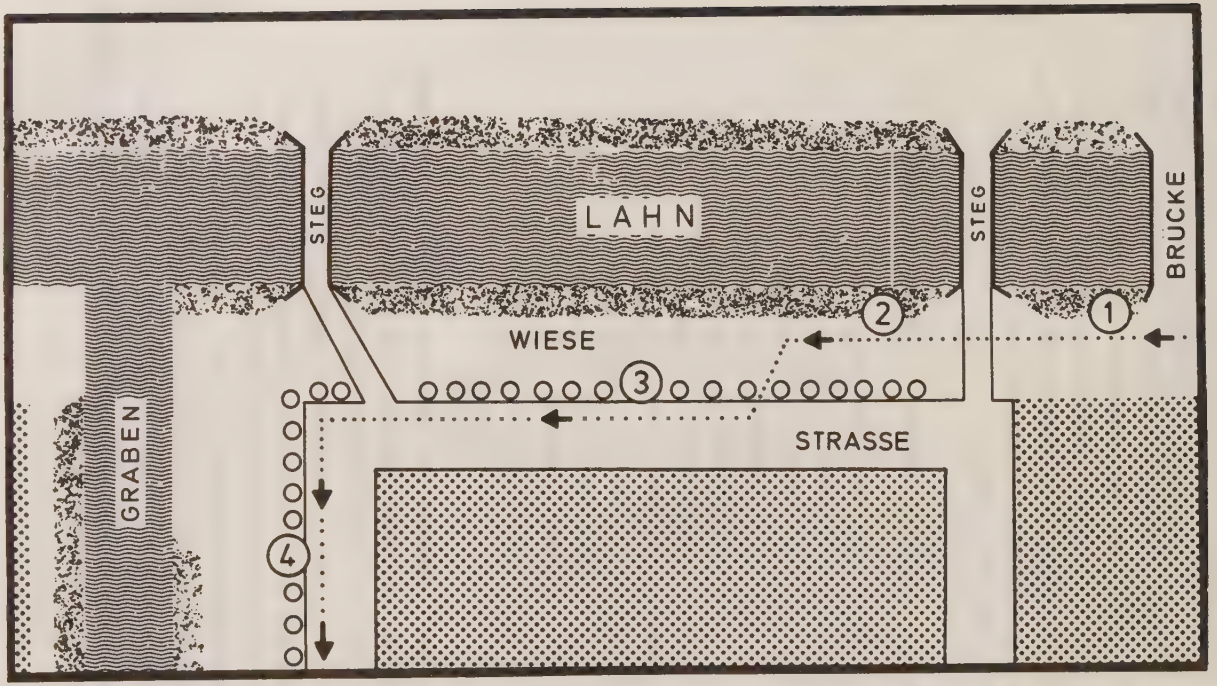



Abb. 7: Schematische Skizze des Untersuchungsgebietes in Marburg mit den Revierzentren der 4 Buchfinken-Paare. ⁘ = Ufervegetation; ○ ○ = Alleebäume; ⋰⋱ = Gebäude; ····←···· = beschrittener Weg

## 3.3. Ergebnisse

### 3.3.1. Die Paare im Amöneburger Becken

Die 28 Tiere der 14 untersuchten Buchfinken-Paare zeigten individuell stark unterschiedliche Alarmverhaltensweisen, und zwar sowohl auf meine Person als auch auf die ihnen angebotenen Klangattrappen. Der Übersichtlichkeit halber sind sie in Tabelle 4 dargestellt. Die Angaben zur lokomotorischen Aktivität sind sehr kritisch zu betrachten, da sie sich lediglich auf meinen subjektiven Eindruck beziehen. Sie quantitativ festzuhalten, war nicht möglich. Weitgehend exakt registrierbar und quantitativ auswertbar war nur das akustische Verhalten der Tiere, das mit Ausnahme des Weibchens von Paar 8 alle Vögel zeigten.

Die Ergebnisse der Freilanduntersuchungen aus dem Amöneburger Becken sind in den Abb. 8 - 21 dargestellt. I.d.R. war nicht feststellbar, welche Rufe bei einem Paar vom Männchen und welche vom Weibchen stammten, sodaß bei fast allen Abbildungen Summenkurven von Männchen und Weibchen gewählt werden mußten. Lediglich bei Paar 2 unterschieden sich die Alarmrufe von Männchen und Weibchen so stark, daß ein getrenntes Auswerten möglich war (Abb. 9): die Rufe des Männchens waren stark klanghaft, die des Weibchens stark geräuschhaft.
Da die Paare des Amöneburger Beckens in der freien Landschaft lebten und ein häufiges Zusammentreffen mit Menschen nicht vorlag, sollte im Versuchsteil 1 zunächst überprüft werden, ob und wie sich die Tiere an mich gewöhnten. Aus den Kurven (jeweils links in den Abbildungen) ist zu ersehen, daß eine starke Minderung der akustischen Alarmverhaltensweisen eintrat, die Tiere sich somit an meine Person gewöhnten. Das Männchen von Paar 2 und Männchen und Weibchen von Paar 9 reagierten am Ende dieses ersten Versuchsteils gar nicht oder fast gar nicht mehr auf meine Anwesenheit. Es ist anzunehmen, daß bei größerer zeitlicher Länge des Versuchsteils auch

die anderen Tiere ihre Reaktionen weiter gemindert hätten. Paar 14 zeigte nur eine sehr geringe Reaktionsabnahme.

In Versuchsteil 2 wurde den Tieren täglich die gleiche Klangattrappe (Attrappe I) mit arteigenen Alarmrufen vorgespielt. Auch hier erfolgten bei allen Paaren Reaktionsminderungen. Dabei fallen die Kurven von Paar zu Paar sehr unterschiedlich aus. In einigen Fällen liegen die Ausgangsreaktionen unter denen von Versuchsteil 1, in einigen Fällen liegen sie etwa gleichhoch und in einigen Fällen darüber. Ebenso schwankt die Art der Verhaltensabnahme von Paar zu Paar. Sie kann zunächst in großen und dann in kleiner werdenden Schritten erfolgen, aber auch der umgekehrte Weg ist möglich. Eine Regelmäßigkeit ist hier jedoch in keinem Fall erkennbar.

Bei allen Paaren war ein Anstieg der Alarmreaktionen bei Feindauftreten und brutbiologischen Ereignissen zu beobachten. Anschließend wurden die Alarmverhaltensweisen wieder reduziert.

Mittelwertskurven zu erstellen erschien wenig sinnvoll, da dadurch die individuellen Unterschiede und vor allem das Ansteigen der Kurven durch Feindauftreten und brutbiologische Ereignisse verwischt worden wäre.

Tabelle 4: Beobachtete Alarmverhaltensweisen der Paare 1 - 14 im Amöneburger Becken. M = Männchen, W = Weibchen. In runden Klammern: konnte nicht quantitativ erfaßt werden; in eckigen Klammern: trat unregelmäßig auf. Verh. = Verharren; hlA = hohe lokomotorische Aktivität; glA = geringe lokomotorische Aktivität; ASch = Aufstellen der Scheitelfedern; Schz = Schwanzzucken.

| Reaktionen | | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | | 5 | | 6 | | 7 | | 8 | | 9 | | 10 | | 11 | | 12 | | 13 | | 14 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | M | W | M | W | M | W | M | W | M | W | M | W | M | W | M | W | M | W | M | W | M | W | M | W | M | W | M | W |
| Akustik | pink | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| | rülsch | | | | | x | | | | [x] | | | | [x] | | x | | | | | | | | | | | | | |
| | huid | [x] | | | | | | [x] | | [x] | | | | x | | | | | | x | | [x] | | | | | | [x] | |
| | zieh | [x] | | | | | | | | [x] | | | | | | | | | | | | | | | | | | [x] | |
| | jüp | [x] | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | [x] | |
| Lokomotorik | Verh. | | | | | | | | | | [x] | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | hlA | (x) | | (x) | (x) | | | (x) | (x) | (x) | | | | | | (x) | (x) | | | | | | | | | | | | |
| | glA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | (x) | | | | | | |
| Gefiedermotorik | ASch | (x) | | (x) | (x) | (x) | (x) | (x) | (x) | | | | | | (x) | (x) | (x) | (x) | (x) | (x) | | (x) | (x) | (x) | (x) | (x) | (x) | (x) | (x) |
| | Schz | (x) | (x) | | | | (x) | (x) | | | | | | | | (x) | | | [x] | | | | (x) | (x) | | (x) | (x) | | |

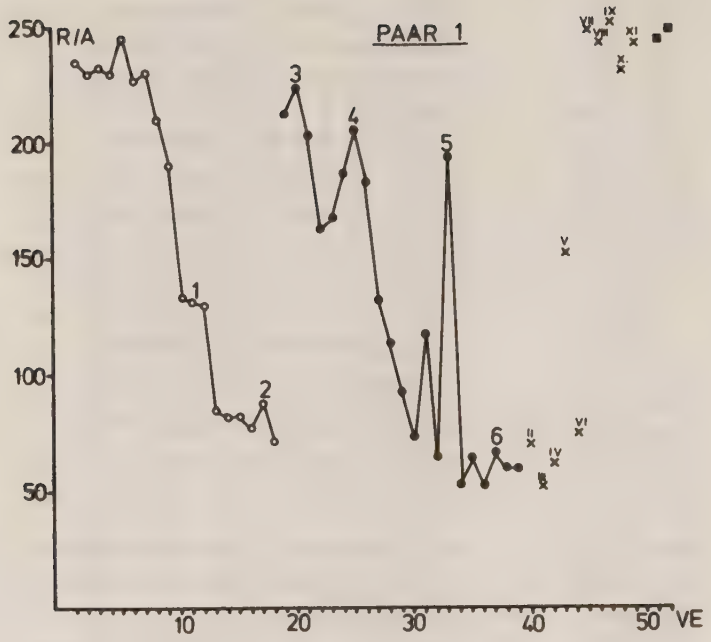



Abb. 8: Verlauf der Gewöhnung von Paar 1 an meine Person ( —o— ) sowie an Attrappe I (—•—). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = Ein Tag. x = Werte der Spezifitätstests; II - XI = Attrappen II - XI. ■ = Werte der Gedächtnistests mit Attrappe I. 1 = Nest geplündert; 2 = Bau eines neuen Nestes; 3 = 1. Ei im Nest; 4 = Brutbeginn; 5 = Habicht fliegt über das Gebiet; 6 = Schlüpfen der Jungen.

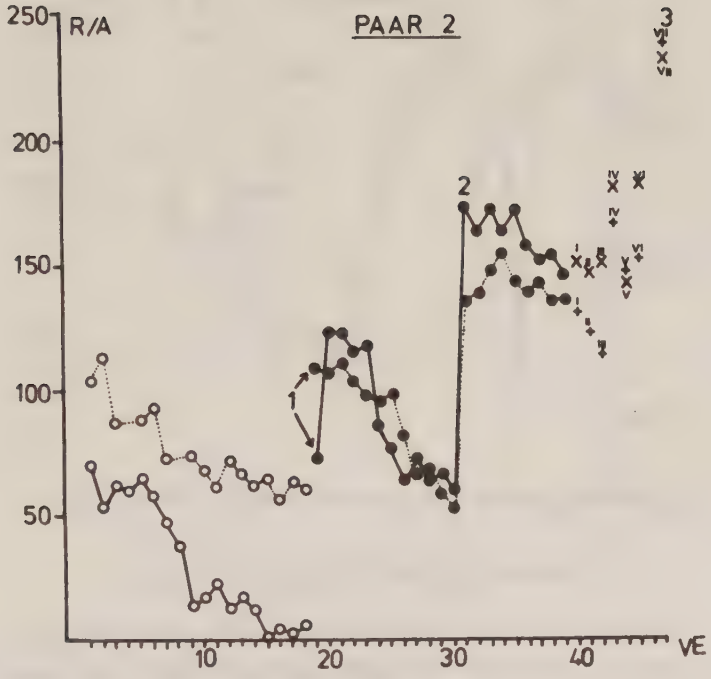



Abb. 9: Verlauf der Gewöhnung von Paar 2 an meine Person (—o— = Männchen, ...o... = Weibchen) sowie an Attrappe I (—•— = Männchen, ...•... = Weibchen). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag. x = Werte der Spezifitätstests des Männchens, + = Werte der Spezifitätstests des Weibchens; I - VII = Attrappen II - VIII. 1 = Brutbeginn; 2 = Schlüpfen der Jungen.

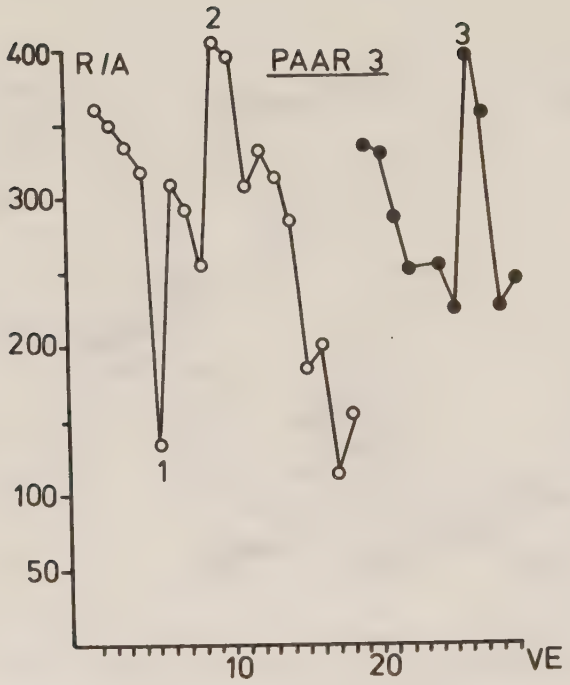



Abb. 10: Verlauf der Gewöhnung von Paar 3 an meine Person (—o—) sowie an Attrappe I (—●—). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag. 1 = nur das Weibchen; 2 = Schlüpfen der Jungen; 3 = Ausfliegen der Jungen.

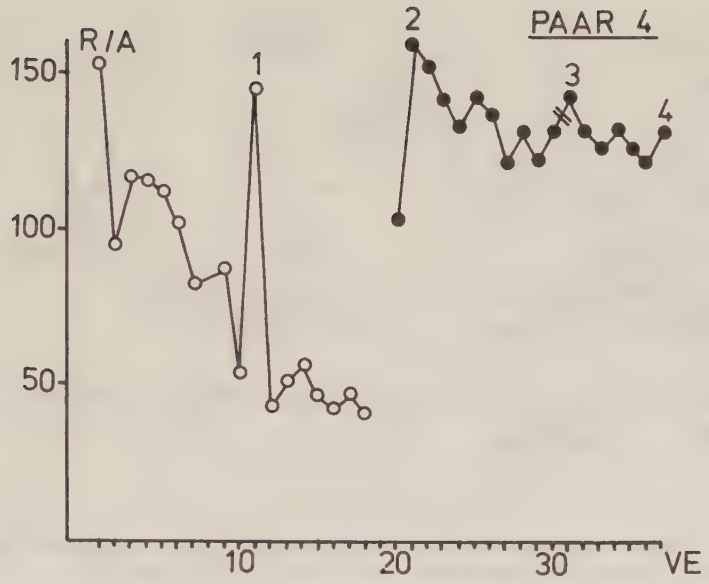



Abb. 11: Verlauf der Gewöhnung von Paar 4 an meine Person (—o—) sowie an Attrappe I (—●—). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag. 1 = Elster hält sich in Nestnähe auf; 2 = Schlüpfen der Jungen; 3 = dieser und die folgenden Werte stammen nur vom Männchen, da das Weibchen ab dem 31. VE nicht mehr anzutreffen war; 4 = Ausfliegen der Jungen.

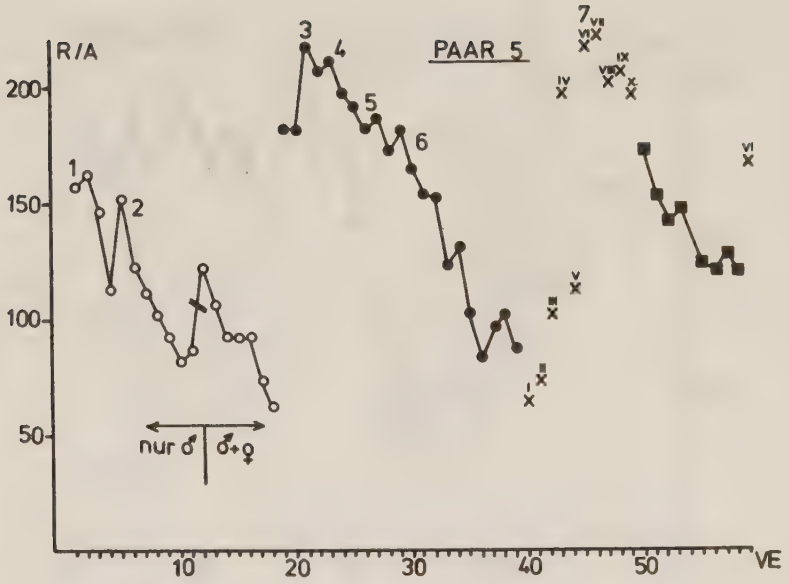



Abb. 12: Verlauf der Gewöhnung von Paar 5 an meine Person (—o—) sowie an Attrappe I (—●—). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag. x = Werte der Spezifitätstests; I - X = Attrappen II-XI. ■ = Werte der Gedächtnistests mit Attrappe I, zugleich erneuter Gewöhnungsvorgang. 1 = Nestbau; 2 = Legephase; 3 = Schlüpfen der Jungen; 4 = Nest geplündert; 5 = neuer Nestbau; 6 = Ablage des Nachgeleges; 7 = Schlüpfen der Zweitbrut.

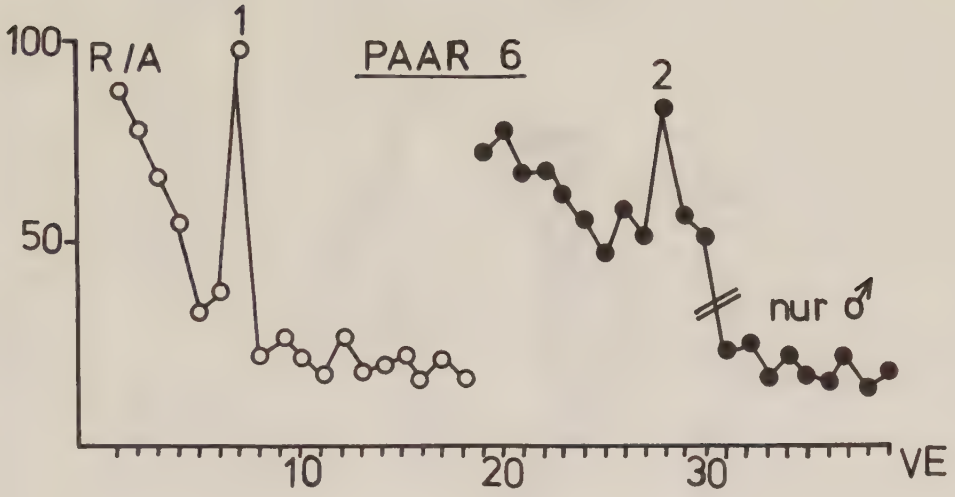



Abb. 13: Verlauf der Gewöhnung von Paar 6 an meine Person (—o—) sowie an Attrappe I (—●—). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag.
1 = Eichhörnchen hält sich in Nestnähe auf;
2 = Eichhörnchen hält sich in Nestnähe auf.

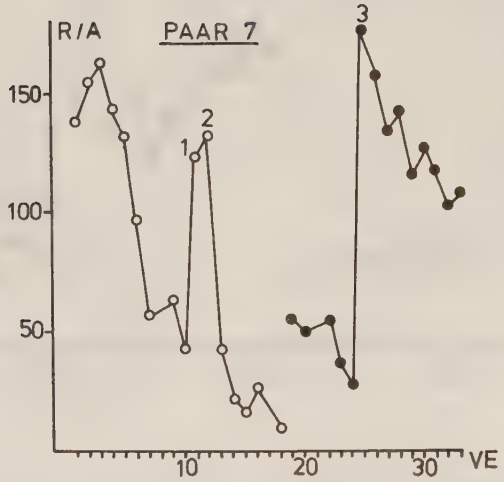



Abb.14: Verlauf der Gewöhnung von Paar 7 an meine Person (—o—) sowie an Attrappe I (—●—). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag. 1 = Turmfalke fliegt über das Gebiet; 2 = Elster fliegt dicht über das Gebiet; 3 = Schlüpfen der Jungen.

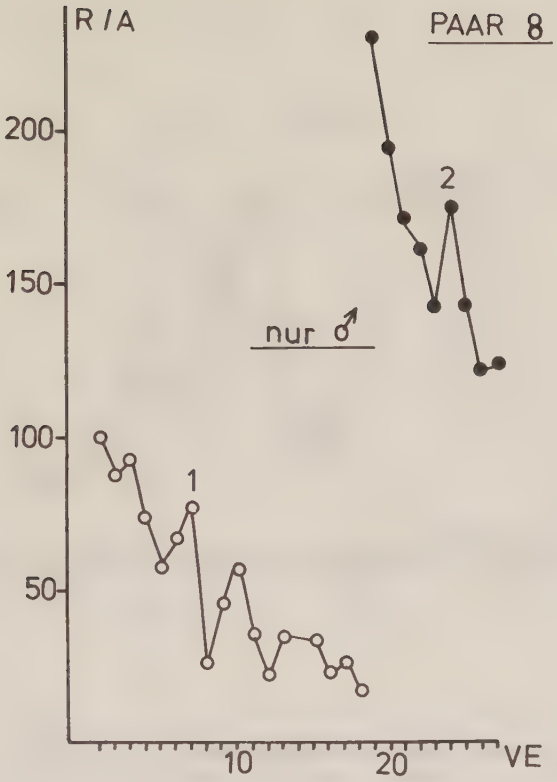



Abb. 15: Verlauf der Gewöhnung von Paar 8 an meine Person (—o—) sowie an Attrappe I (—●—). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag. 1 = Schlüpfen der Jungen; 2 = Ausfliegen der Jungen.

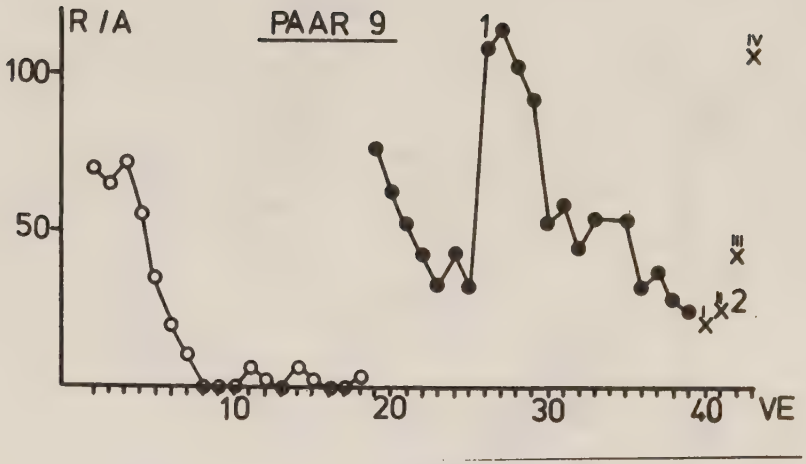



Abb. 16: Verlauf der Gewöhnung von Paar 9 an meine Person (—o—) sowie an Attrappe I (—•—). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag. 1 = Schlüpfen der Jungen; 2 = Ausfliegen der Jungen. x = Werte der Spezifitätstests; I - IV = Attrappen II - V.

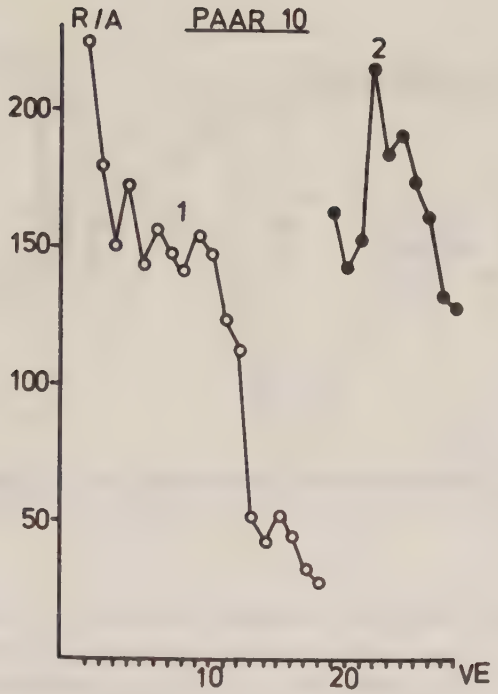



Abb. 17: Verlauf der Gewöhnung von Paar 10 an meine Person (—o—) sowie an Attrappe I (—●—). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag. 1 = Phase der Eiablage; 2 = Schlüpfen der Jungen.

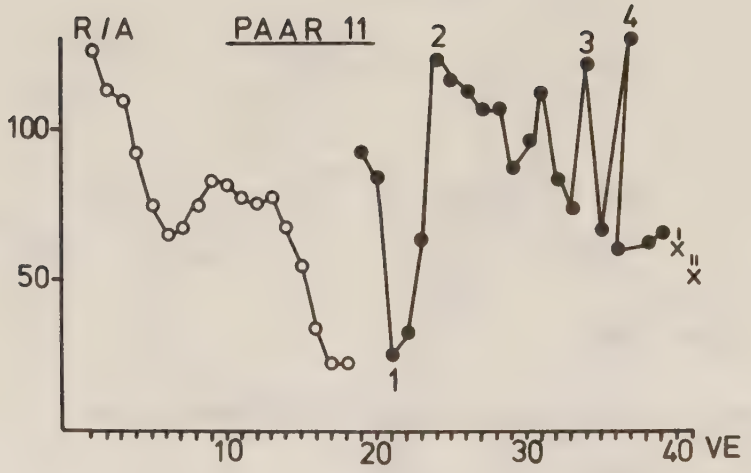



Abb. 18: Verlauf der Gewöhnung von Paar 11 an meine Person (—o—) sowie an Attrappe I (—●—). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = 1 Tag.
X = Werte der Spezifitätstests; I und II = Attrappen II und III.
1 = nur das Weibchen; 2 = Schlüpfen der Jungen; 3 und 4 = Habicht kreist in Reviernähe.

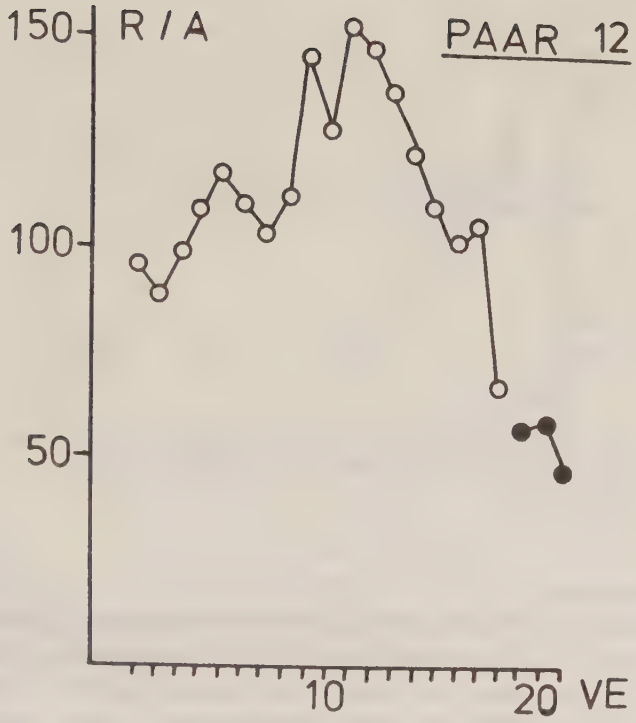



Abb. 19: Verlauf der Gewöhnung von Paar 12 an meine Person (—o—) sowie an Attrappe I (—●—). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag.

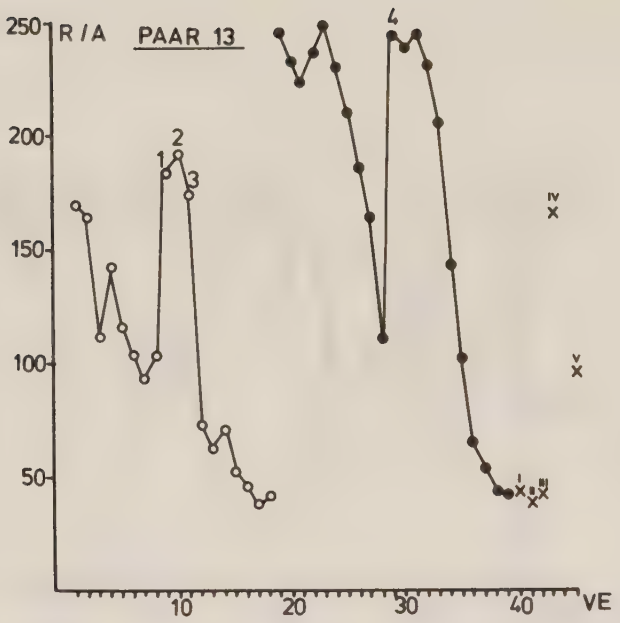



Abb. 20: Verlauf der Gewöhnung von Paar 13 an meine Person (—o—) sowie an Attrappe I (—●—). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag. x = Werte der Spezifitätstests; I - V = Attrappen II - VI. 1 = Mäusebussard kreist über dem Revier; 2 = Roter Milan kreist über dem Revier; 3 = Elster hält sich in Nestnähe auf; 4 = Schlüpfen der Jungen.

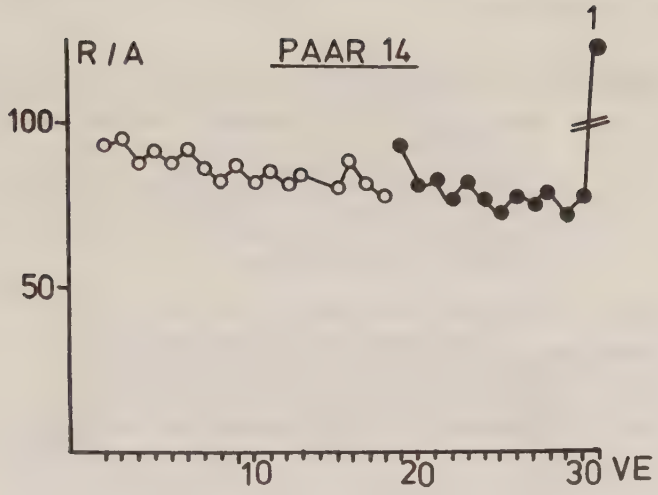



Abb. 21: Verlauf der Gewöhnung von Paar 14 an meine Person (—o—) sowie an Attrappe I (—•—). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag.
1 = nur noch das Weibchen war anzutreffen.

### 3.3.2. Die Paare in Marburg

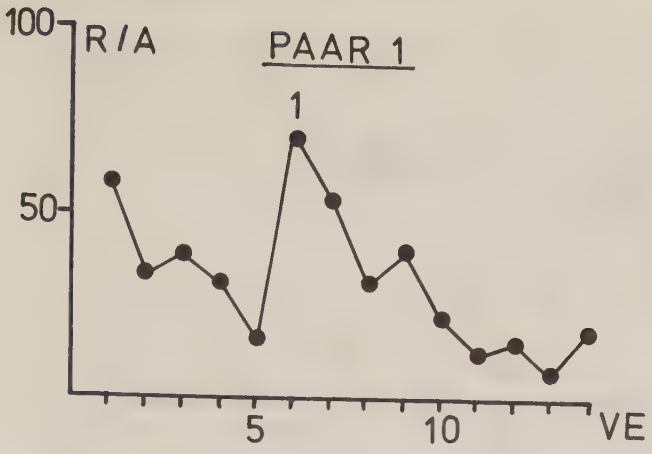
Auch die 8 Tiere der 4 untersuchten Buchfinken-Paare in Marburg zeigten individuell variierendes Alarmverhalten, wie aus Tabelle 5 hervorgeht. Wie bei den Paaren des Amöneburger Beckens war aber auch bei Ihnen nur das akustische Verhalten klar festzuhalten und auszuwerten.

Tabelle 5: Beobachtete Alarmverhaltensweisen der Paare 1 - 4 in Marburg. M = Männchen, W = Weibchen. In runden Klammern: konnte nicht quantitativ erfaßt werden; in eckigen Klammern: trat unregelmäßig auf. Verh. = Verharren; hlA = hohe lokomotorische Aktivität; glA = geringe lokomotorische Aktivität; ASch = Aufstellen der Scheitelfedern; Schz = Schwanzzucken.

| Reaktionen | | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | M | W | M | W | M | W | M | W |
| Akustik | pink | x | x | x | x | x | x | x | x |
| | rülsch | x | | | | | | x | |
| | huid | | | | | | | x | |
| | jüp | | | | | | | | [x] |
| | zieh | | | [x] | | | | | |
| Lokomotorik | Verh. | | [x] | | | | | | |
| | hlA | | | | (x) | | | | |
| | glA | | | | | | | (x) | |
| Gefiedermotorik | ASch | (x) | (x) | | (x) | | | (x) | (x) |
| | Schz | (x) | | | | (x) | | (x) | |

In den Abb. 22 - 25 sind die Ergebnisse der Untersuchungen an den Marburger Paaren festgehalten. Da die Rufe von Männchen und Weibchen in keinem Fall unterschieden werden konnten, mußten Summenkurven erstellt werden.

Alle 4 Paare reduzierten ihr Alarmverhalten auf die ihnen allmorgenlich angebotene Klangattrappe I sehr stark, die Paare 2 und 3 bis auf Null, die Paare 1 und 4 bis fast auf Null. Die Verhaltensabnahmen erfolgten sehr rasch. Nach brutbiologischen Ereignissen stiegen die Werte wieder an, um anschließend erneut abzufallen.



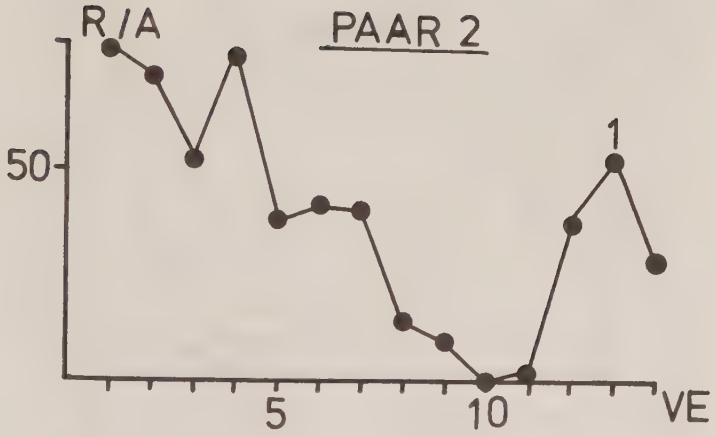
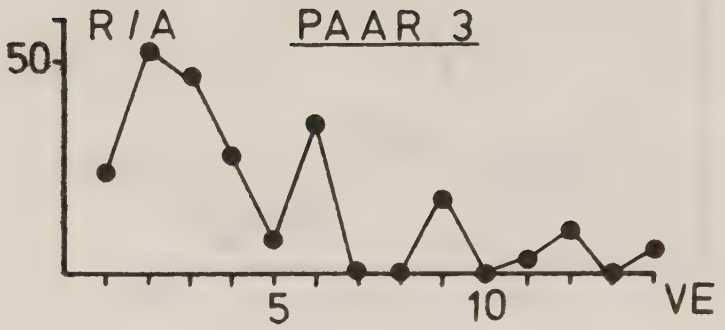




Abb. 22 (oben) und Abb. 23 (unten): Verlauf der Gewöhnung von Paar 1 und 2 an Attrappe I. R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag. 1 (oben) = Schlüpfen der Jungen; 1 (unten) = Ausfliegen der Jungen.



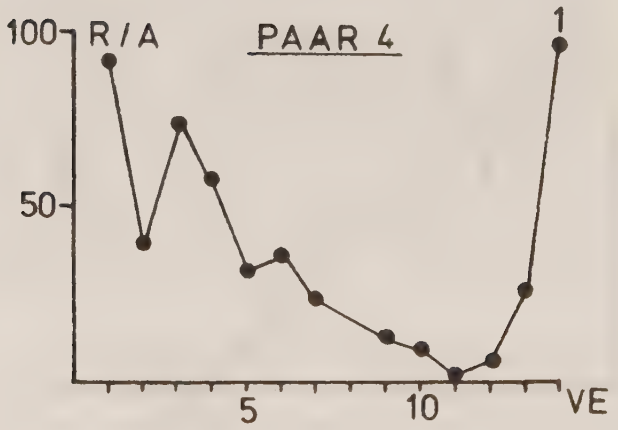




Abb. 24 (oben) und Abb. 25 (unten): Verlauf der Gewöhnung von Paar 3 und 4 an Attrappe 1.
R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag.
1 (unten) = Ausfliegen der Jungen.

## 3.4. Diskussion

Im hier besprochenen Teil dieser Arbeit liegen zwei verschiedene Gewöhnungsprozesse im Freiland vor, die quantitativ dargestellt werden können: Gewöhnung an einen außerartlichen Reiz (=meine Person, Versuchsteil 1) und Gewöhnung an einen arteigenen Reiz (=Pinkalarm-Klangattrappe, Versuchsteil 2).

Versuchsteil 1 ist unter verschiedenen Aspekten sehr interessant, zeigt er doch quantitativ die Gewöhnung von Wildtieren an Menschen. Denkt man an die in Siedlungsbereichen lebenden Tiere, so hat für sie gerade dieser Lernprozeß eine erhebliche Bedeutung. In einer Stadt schlüpfende und aufwachsende Vögel treffen von Anfang an häufig auf Menschen. Würden sie ständig mit Alarmverhalten darauf reagieren, so käme es zu einer ungeheuer großen, unnötigen Aufwendung von Energien. Der Lernprozeß der Gewöhnung an Menschen erweist sich als sinnvoller Anpassungsmechanismus in einer anthropogen geprägten Umwelt. Das Gleiche gilt für solche Tierindividuen oder -arten, die neu in Siedlungsbereiche einwandern. Man denke an die Amsel (Turdus merula), die um die Jahrhundertwende noch ein scheuer Waldvogel war; oder an die Wacholderdrossel (Turdus pilaris), die seit einigen Jahrzehnten nicht nur eine Expansion nach Süden, Südwesten und Westen macht, sondern gleichzeitig auch den "Lebensraum Ortschaft" neu für sich erschließt (SUNKEL 1952, ROMMEL 1953, STRUCK et al. 1976 u.a.). War sie vor wenigen Jahren nur in ruhigeren Teilen von Siedlungsbereichen anzutreffen, so brütet sie heute gar in stark belebten Teilen der Städte und Dörfer. In Marburg z.B. siedelten die ersten Wacholderdrosseln am Stadtrand, im Lahnauenbereich, auf dem Hauptfriedhof usw., heute brüten sie selbst in den Alleebäumen der Hauptverkehrsstraßen (eigene Beobachtungen). Die Wacholderdrossel ist also dazu in der Lage, sich immer mehr an den Menschen zu gewöhnen. Letztlich müssen nahezu alle kultur-

folger in der Vergangenheit einen solchen Lernprozeß durchlaufen haben. Anders ausgedrückt: vorausgesetzt, daß eine Tierart den Menschen als Feind ansieht und dementsprechend auf ihn mit Alarmverhalten reagiert, weiter vorausgesetzt, daß sie in Siedlungsbereichen günstige ökologische Bedingungen findet (Nahrung, Brutplatz usw.), dann kann sie nur unter der Bedingung zum Kulturfolger werden, wenn sie dazu in der Lage ist, sich an den Menschen zu gewöhnen. Je größer ihre Lernfähigkeit in Bezug auf diesen Lernprozeß ist, umso enger kann sie sich dem Menschen anschließen. Allein die Tatsache, daß eine Tierart zu dieser Lernleistung nicht in der Lage ist, könnte ein Einwandern in Siedlungsbereiche verhindern, auch wenn die ökologischen Bedingungen für sie noch so günstig wären. Unterschiede in der Lernleistung bezogen auf die Gewöhnung an Menschen könnten nicht nur von Art zu Art verschieden sein, sondern auch innerhalb einer Art von Individuum zu Individuum oder von Population zu Population differieren. Gezielt angesetzte Untersuchungen könnten hier Einblick geben in die Bedeutung eines Lernprozesses für die Anpassungsfähigkeit an eine sich wandelnde Umwelt.
Auch bei der Domestikation von Tieren durch den Menschen muß es eine Rolle gespielt haben, solche Tiere auszusuchen, die zur Gewöhnung an Menschen in der Lage waren.

In Versuchsteil 2 erfolgten ebenfalls bei allen Paaren Reaktionsminderungen. Daraus ergibt sich folgendes Problem: Buchfinken hören mehrfach am Tag Artgenossenalarm und beantworten ihn immer aufs Neue mit dem ihnen zur Verfügung stehenden Verhaltensrepertoir. Warum reagieren sie auf den Artgenossenalarm der Klangattrappe, der doch im Tagesverlauf nur einer unter vielen ist, von Tag zu Tag geringer? Die Erklärung liegt wohl in folgendem Sachverhalt: Ein Buchfink hört im Freiland den Pinkalarm seiner Artgenossen selten mehrmals in der

gleichen Situation. Einmal variiert die räumliche Lokalisation des spezifischen Reizes, außerdem sind die Muster der Alarmrufe jeweils unterschiedlich. Sie können z.B. mehr geräuschhaft oder mehr klanghaft sein. Hinzu kommt eine ständige Veränderung zahlreicher unspezifischer Reize. Andererseits variiert ebenfalls die Situation des Empfängers: einmal wird der Alarmruf im Flug wahrgenommen, dann am Boden sitzend usw. Da Gewöhnung aber ein relativ reizspezifischer Lernvorgang ist, wird er im Freiland unter natürlichen Bedingungen durch die ständig veränderten Reize und Reizsituationen verhindert bzw. sehr stark eingeschränkt. Auch Verstärker (Operante Konditionierung) mögen dabei eine Rolle spielen. Allerdings wissen wir gar nicht genau, ob Buchfinken sich nicht auch normalerweise an Artgenossenalarm im Laufe der Brutperiode gewöhnen können! Immerhin ist es denkbar, daß Gewöhnungsprozesse ablaufen, die das Alarmverhalten der Tiere mindern, daß jedoch durch das Ansteigen der Alarmverhalten-Handlungsbereitschaft im Verlauf der Brutperiode diese Minderung ausgeglichen wird und somit nicht erkennbar ist.
Im Gegensatz zur ständig variierenden natürlichen Situation wurde im vorliegenden Versuch allmorgenlich sowohl ein konstanter Reiz als auch eine relativ konstante Reizsituation geboten, bezogen auf die Versuchszeit, den Versuchsleiter und den Standort des Versuchsleiters: die Tiere lernten den Reiz in Verbindung mit der Reizsituation kennen und gewöhnten sich daran. Daß die Vögel dabei sogar zu einer gewissen Variantenbildung in der Lage sind, darauf deuten die wenigen durchgeführten Spezifitätstests hin: obwohl hier von der Gewöhnungsattrappe abweichende Muster geboten wurden, stieg in vielen Fällen die Reaktion darauf überhaupt nicht an, und zwar auf solche Attrappen gleicher relativer Wirksamkeit (siehe Kap. 2). In anderen Fällen war zwar wieder eine Zunahme des Alarmverhaltens zu erkennen, doch lag sie oft deutlich unter den Ausgangsreaktionen.

Betrachtet man die Gewöhnungskurven, so sieht man, daß die Reaktionsminderungen nicht kontinuierlich sind, sondern bei bestimmten, während der Versuche auftretenden Ereignissen rückgängig gemacht werden. Als erstes kommen Ereignisse in Frage, die brutbiologischer Art sind: Nestbau, Brutbeginn, Schlupfen der Jungen, Flüggewerden der Jungen. In fast allen Fällen bewirken sie, daß bereits geminderte Reaktionen wieder ansteigen, oft sehr stark ansteigen. Erklärt werden kann dieses Phänomen durch die sich verändernde Handlungsbereitschaft, die als Verrechnungsergebnis endogener und exogener Reize aufzufassen ist (BECKER-CARUS u.a. 1972). Ökologisch betrachtet ist es von hohem Anpassungswert, wenn Tiere im Zusammenhang mit der sich einstellenden Nachkommenschaft ihr Alarmverhalten bzw. ihre Handlungsbereitschaft zum Alarmverhalten vergrößern und somit die Chance für ein Überleben der Jungen verbessern.

Als weitere Gruppe von Ereignissen führte das Auftreten von natürlichen Feinden zum erneuten Ansteigen der Alarmreaktionen. Auch dies kann mit einer Erhöhung der zugehörigen Handlungsbereitschaft erklärt werden und ist ebenfalls von hohem Anpassungswert.

Im Anschluß an Reaktionszunahmen durch brutbiologische Ereignisse oder Feindauftreten erfolgte in den nächsten Tagen weitere Gewöhnung. Dabei stellt sich die Frage, ob ausgehend vom bereits erreichten Niveau weitergelernt wird oder ob ganz neu gelernt werden muß, d.h. der Speicherinhalt durch die angeführten Ereignisse gelöscht wird. Die Ergebnisse deuten darauf hin, daß nach dem Auftreten von Feinden sich das schon erreichte Lernniveau wiederherstellt. Für die brutbiologischen Ereignisse muß die Frage offenbleiben: ist die Störung nur längerfristiger Natur und verzögert das Einstellen des alten Niveaus, stört sie die Abrufung des Gelernten oder löscht sie den Speicherinhalt, sodaß ganz neu gelernt werden muß (ZOCCHI 1970)?

Bei Paar 14 kam es nur sehr schwach zu Reaktionsabnahmen, was damit zusammenhängen mag, daß die Tiere in unmittelbarer Nähe eines Elsternpaares lebten und, daraus resultierend, ständig eine hohe Alarm-Handlungsbereitschaft hatten.

Vergleicht man die Lernkurven der Paare des Amöneburger Beckens mit denen der Marburger Paare, stellt man fest, daß die Marburger Paare erstens niedrigere Reaktionen zeigten, zweitens sich schneller an die Klangattrappen gewöhnten und drittens ihr Alarmverhalten bis auf Null oder fast auf Null reduzierten. Die Ausgangsreaktionen der Paare des Amöneburger Beckens auf Attrappe I liegen im Mittel bei 147 Pinkrufen, die der Marburger Paare bei 64 Pinkrufen. Da die Tiere des Amöneburger Beckens wahrscheinlich einem höheren Feinddruck unterliegen als die Marburger Tiere (sowohl die Artenzahl als auch die Individuenzahl der Feinde ist wahrscheinlich höher), darf man annehmen, daß ihre Handlungsbereitschaft zum Alarmverhalten größer als bei den Marburger Tieren ist. "Fortfall des Feinddrucks erlaubt die Schwächung von Wahrnehmungsspezifität, Fluchtbereitschaft und Fluchtfähigkeit....", schreibt CURIO (1969). Nach den vorliegenden Ergebnissen muß geschlossen werden, daß im gleichen Sinne Verminderung des Feinddrucks auch eine Verminderung des Alarmverhaltens nach sich zieht.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die rufenden Jungen von Paar 2 des Amöneburger Beckens nach Einsetzen der Klangattrappe verstummten. Für die gerade erst flügge gewordenen Jungvögel, die noch nicht sehr wendig sind, ist es biologisch sinnvoll, sich in Alarmsituationen möglichst unauffällig zu verhalten.

## 4. Gewöhnungsversuche am Winterschwarm in einer Freiflug-Voliere

Buchfinken lösen außerhalb der reproduktiven Phase ihre Territorien auf und finden sich dann oft zu Winterschwärmen, nicht selten vergesellschaftet mit anderen Finkenvögeln, zusammen. In solchen Schwärmen streichen sie zur Nahrungssuche umher. In Mitteleuropa bestehen diese Schwärme zum größeren Teil aus Männchen, da viele Weibchen nach SW abziehen. Im späten Winter werden die Schwärme dann langsam aufgelöst, es kommt zur Einnahme der Reviere, und, daran gekoppelt, zur Paarbildung. Lediglich auf dem Zug sich befindende skandinavische Buchfinken sind dann noch in Schwärmen anzutreffen (NEWTON 1972).
Ob sich auch die Tiere eines Winterschwarmes an arteigene Alarmrufe gewöhnen können, war Gegenstand der folgenden Untersuchungen.

### 4.1. Methode

6 Buchfinken-Männchen und 3 Buchfinken-Weibchen wurden am 21.12.1976 in eine Freiflug-Voliere eingesetzt. Nachdem sich die vorher einzeln oder paarweise gekäfigten Tiere an die neuen Bedingungen gewöhnt hatten, hörten sie vom 12.1. bis zum 31.1.1977 täglich morgens um 9.30 Uhr Attrappe I (Gewöhnungsattrappe). Der Versuchsleiter saß in einem Raum hinter der Voliere und bediente von hier aus ein Tonbandgerät, das mit einem Lautsprecher, der im geöffneten Fenster zu Voliere hin stand, verbunden war. Über ein Mikrophon, das in einem zweiten geöffneten Fenster hing, wurden die akustischen Reaktionen der Vögel auf ein weiteres Tonbandgerät aufgenommen. Dieses lief bereits 20 Minuten vor Einsetzen der Gewöhnungsattrappe und wurde 20 Minuten nach beginnender Reizung gestoppt. Neben den Warnrufen erfolgte hierbei die Protokollierung eines weiteren Reaktionsparameters, nämlich des Auf-

fliegens der Tiere vom Boden nach Reizbeginn. Da die Vögel vor Versuchsbeginn stets Futter auf dem Boden erhielten, befanden sich meist alle oder fast alle zur Nahrungssuche am Boden. Das Auffliegen der Vögel konnte durch einen Vorhangspalt am Fenster beobachtet und registriert werden.
Der Ablauf der Versuche ist aus nachfolgender Tabelle zu ersehen, und zwar sowohl der Gewöhnungsversuche als auch der darauf folgenden.

Tabelle 6: Übersicht über den Ablauf der Versuche am Buchfinken-Winterschwarm

| Art der Versuche | 12.1.-31.1.77=20Tage | 1.2.-13.2.77=13 Tage | 14.2. u. 15.2.77=2Tage | 16.2.-18.2.77=3Tage | 19.2. = 1 Tag | 20. u. 21.2.77=2 Tage | 22.2.77 = 1 Tag | 23.2.-7.3.77=13Tage | 8.3.-18.3.77=11Tage | 19.3.-21.3.77=3Tage |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Gewöhnungsversuche (Attrappe I) | X | | | | | | | X | | |
| Spezifitätstests (Attrappen II - XIV) | | X | | | | | | | | |
| Gedächtnistests (Attrappe I) | | | X | | | X | | | | X |
| Attrappe I zu veränderten Zeiten | | | | X | | | | | | |
| Attrappe I mit verstelltem Lautsprecher | | | | | X | | | | | |
| Pause | | | | | | | X | | X | |

4.2. Ergebnisse

In Abb. 26 ist die Anzahl der Rufe aller 9 Tiere pro Versuchsereignis als Summendarstellung aufgetragen. Einzeldarstellungen waren nicht möglich, da die Rufe aller 9 Tiere gleichzeitig aufgenommen worden waren und sich nicht auftrennen ließen.

Die Minderung der akustischen Verhaltensweisen erfolgte bis auf Null, d.h. die Vögel gewöhnten sich vollständig an die angebotene Klangattrappe (Attrappe 1). Bei den anschließenden Spezifitätstests zeigten sie zwar wieder Reaktionen, jedoch in allen Fällen wesentlich geringere als zu Beginn der Versuche. Wurde die Gewöhnungsattrappe zu anderen Tageszeiten angeboten, so erfolgte keine oder fast keine Reaktion, auch ein Verstellen des Lautsprechers ( = Positionswechsel der Reizquelle) wurde nur gering beantwortet.
Kontrollversuche mit der Gewöhnungsattrappe hatten auch bei Einlegen einer eintägigen Pause keine Reaktion zur Folge. Ab dem 43. Versuchsereignis am 24.2.1977 stiegen die akustischen Reaktionen wieder langsam an, fielen etwas später aber wieder bis auf Null ab. Nach dem 54. Versuchsereignis am 7.3.1977 wurde mit dem Anbieten von Attrappen 12 Tage ausgesetzt. Am 19., 20. und 21.3.1977 bekamen die Tiere noch einmal die Gewöhnungsattrappen angeboten. In diesen Gedächtnistests zeigten sie keinerlei Reaktionen (nicht abgebildet).
Trägt man die Anzahl der pro Versuchsereignis vom Boden aufgeflogenen Vögel in einer Kurve ab, so ergibt sich ein ganz ähnliches Bild (Abb. 27). Bis zum 38. Versuchsereignis stimmen die Kurven der Abb. 26 und 27 erstaunlich genau überein. Lediglich vom 39. bis zum 54. Versuchsereignis liegen die Werte der letzten Kurve niedriger.

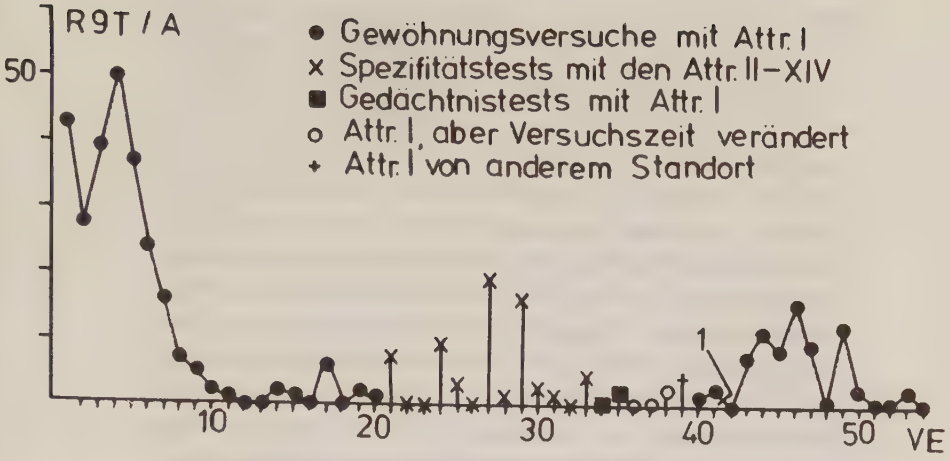


Abb. 26 (oben) und Abb. 27 (unten): Ergebnisse der Experimente an dem aus 9 Tieren bestehenden Winterschwarm. R9T/A = Anzahl der Rufe der 9 Tiere; AT/A = Anzahl der auffliegenden Tiere. VE = Versuchsereignis. Ein Versuchsereignis = ein Tag. 1 = 1 Tag Versuchspause zwischen dem 41. und dem 42. Versuchsereignis.

## 4.3. Diskussion

Die oben dargestellten Ergebnisse zeigen, daß sich auch Buchfinken eines Winterschwarmes an arteigene Alarmrufe gewöhnen können. Es ist jedoch anzunehmen, daß ein im Freiland fliegender Schwarm sich weniger schnell gewöhnen würde als der hier untersuchte, in einer Freiflug-Voliere gehaltene. Für ihn war nicht nur der dargebotene Reiz konstant, sondern auch die Reizsituation immer die gleiche, sodaß ein Lernprozeß schnell verlaufen konnte. Die relativ niedrig liegenden Werte der einzelnen Spezifitätstests deuten auf starke Invariantenbildung hin.

Für den schnellen Gewöhnungsverlauf sowie die auffällig geringe Beantwortung der Spezifitätsattrappen gibt es eine mögliche zusätzliche Erklärung: im Winterschwarm kommt es regelmäßig zu Auseinandersetzungen zwischen den einzelnen Tieren, vor allem, wenn sie am Boden laufend nach Nahrung suchen und sich dabei zu nahe kommen. Die Auseinandersetzungen sind meist kurz und heftig und werden oft von Pinkrufen der sich bekämpfenden Vögel begleitet. Die anderen Schwarmgenossen reagieren meist nur sehr gering oder gar nicht darauf. Möglicherweise kommt im Herbst, wenn die Tiere einen Schwarm zu bilden beginnen, natürlicherweise ein Gewöhnungsprozeß an die Pinkrufe in Gang, der die Vögel davor schützt, auf jeden akustischen Alarm der Schwarmgenossen zu reagieren. In einen solchen Lernprozeß müßte von vornherein Invariantenbildung eingehen, da sowohl die Rufmuster der einzelnen Tiere als auch die Reizsituationen unterschiedlich sind. Zu dem Zeitpunkt, als die Versuche mit dem Winterschwarm begonnen wurden, wäre nach dieser möglichen Interpretation ein Gewöhnungsprozeß samt Invariantenbildung längst ab-, zumindest aber angelaufen. Dies würde auch die niedrige Ausgangsreaktion von nicht einmal 50 Pinkrufen bei 9 Tieren erklären.

Dazu kommt noch eine weitere Interpretationsmöglichkeit: bereits bei Laborversuchen deutete sich an,

daß eine geringere Alarmruf-Aktivität außerhalb der reproduktiven Phase zu verzeichnen ist (ZUCCHI 1975). Es könnte sein, daß die Handlungsbereitschaft zum Alarmrufen wintertags geringer ist, da in dieser Zeit, da die Vegetation schlechte Deckungsmöglichkeiten bietet, rufende Vögel ihre Feinde leichter auf sich aufmerksam machen.

Der Anstieg der Kurve von Abb. 26 nach dem 43. Versuchsereignis fiel zusammen mit beginnendem Gesang der Männchen sowie mit beginnenden heftigen Auseinandersetzungen unter ihnen. Diese Verhaltensweisen treten im Gefolge des sich verändernden hormonellen Zustandes der Vögel auf (STIEVE 1950, POULSON 1951, GORMAN 1974). Es ist anzunehmen, daß sich dadurch ihre Alarmverhalten-Handlungsbereitschaft änderte. Somit wäre der Kurvenanstieg erklärbar und würde im Einklang stehen mit den in Kap. 3 aufgeführten Ergebnissen aus dem Freiland, daß bei brutbiologischen Ereignissen, die ja ebenfalls hormonelle Veränderungen mit sich bringen, wieder ein Anstieg der Reaktionen erfolgt. Nach einer vorübergehenden Zunahme des Alarmverhaltens kommt es hier wie dort erneut zu Gewöhnung.
Die Gedächtnistests zeigten, daß die Vögel auch nach 12 Tagen, in denen sie die Attrappen nicht hörten, noch nich reagierten. Die Information war somit sehr stabil gespeichert worden.

## 5. Gewöhnungsversuche im Labor

Wie schon erwähnt, tritt bei Buchfinken langzeitlich eine vollständige Reduzierung des Alarmverhaltens ein, wenn man ihnen unter weitgehend konstanten Laborbedingungen über einen längeren Zeitraum wiederholt die gleiche Pinkalarm-Klangattrappe anbietet. Es stellt sich die Frage, ob sich die Vögel im Labor auch an variante Signale gewöhnen, d.h. ob sie zur Invariantenbildung in der Lage sind. Darüber und über die Verrechnung der einzelnen Signalparameter sollten die nachfolgend dargestellten Experimente näheren Aufschluß geben.

### 5.1. Versuchstiere

Zu den in Kap. 2.1. genannten Tieren kamen 3 Männchen und 1 Weibchen hinzu, sodaß mit 15 Männchen und 5 Weibchen gearbeitet werden konnte. Die 3 Männchen stammten aus dem Handel, das Weibchen wurde im Alter von ca. 12 Tagen im Freiland gefunden und von Hand großgezogen.
Für die Unterbringung und Fütterung der Vögel gelten die in Kap. 2.1. gemachten Angaben.
Für die Versuche wurden die Tiere in schallisolierte Boxen gebracht, in denen konstante Bedingungen herrschten. Der Hell-Dunkel-Wechsel betrug dort 12 zu 12 Stunden ohne Dämmerungsphase. Das Licht schaltete sich täglich um 7.00 Uhr ein. Die Temperatur in den Boxen betrug 21°C. Futter und Wasser wurden alle zwei Tage in den Vormittagsstunden erneuert.

### 5.2. Versuchsanlage

Die Versuchsanlage war in einem nach außen schallarmen Raum untergebracht und bestand aus drei gleichartig ausgestatteten schallisolierten Boxen mit Zubehör (Abb. 28). Die Käfige enthielten neben einem Wasser- und einem Futtergefäß je zwei auf Mikroschaltern gelagerte Sitzstangen, die bei Belastung, also bei An- und Abflug sowie starker Bewegung der Vögel, einen Impuls auf den Miniskript übertrugen.

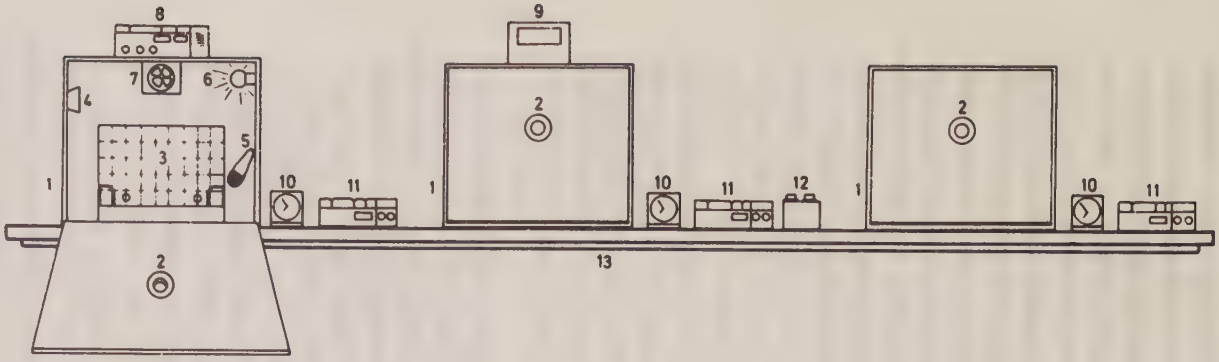



Abb. 28: Versuchsanlage für die Gewöhnungsexperimente im Labor. 1 = schallisolierte Boxen (Box 1 geöffnet); 2 = Beobachtungsfenster; 3 = Spezialkäfig mit 2 auf Mikroschaltern gelagerten Sitzstangen, einem Futter- und einem Wassergefäß; 4 = Lautsprecher; 5 = Mikrophon; 6 = Lampe; 7 = Ventilator; 8 = Tonbandgerät (UHER 4200 Report Stereo IC); 9 = Miniskript-Event-Recorder; 10 = Schaltuhr für das Licht; 11 = Kassettenrecorder (PHILIPPS N 2220); 12 = Tontransformer; 13 = Tisch

Im Vergleich zum Grundversuch (Relative Wirksamkeit der Auslöser, Kap. 2) unterschied sich die Versuchsanlage in einigen Dingen: zum einen waren die Vögel durch die Boxen akustisch isoliert, im Grundversuch dagegen konnten sie Geräusche von außerhalb des Versuchsraumes und solche, die vom Versuchsleiter hervorgerufen waren, hören; zum zweiten wurden die Rufe der Tiere diesmal automatisch in den Miniskript eingegeben, im Grundversuch mußte dies per Handtastpult geschehen; zum dritten war es mit der hier verwendeten Versuchsanlage möglich, mit drei Tieren zur gleichen Zeit zu experimentieren. Insgesamt handelte es sich also um eine Verbesserung: unter konstanteren Bedingungen konnten schneller Werte gewonnen werden.

## 5.3. Generelle Methode

Im Prinzip liefen alle in Kap. 5 dargestellten Versuche nach einem gleichen Schema ab, sodaß hier die Methode für alle nachfolgend besprochenen Experimente abgehandelt werden kann. Davon abweichende Praktiken werden gesondert in den entsprechenden Abschnitten genannt.
Die Tiere kamen stets zwei Tage vor Beginn der Versuchsreihen in die Boxen, um sich an die Versuchsanlagen zu adaptieren. Am ersten Tag, den sie dort verbrachten, saßen sie gewöhnlich regungslos auf einer Käfigstange und unterbrachen diese Inaktivität nur kurz zur Futter- und Wasseraufnahme. Einige Vögel fraßen am ersten Tag gar nicht, tranken jedoch. Am zweiten Tag zeigten die Tiere stark gedämpfte Aktivität, die sich in zeitweiligem Hin- und Herhüpfen zwischen den Käfigstangen oder in Umherlaufen am Käfigboden äußerte. Am dritten Tag stieg ihre Aktivität stark an. Die Männchen begannen dann sogar zu singen.
Am dritten Tag liefen die Versuchsreihen an. Der Versuchsleiter schaltete sofort nach Betreten des Versuchsraumes den Miniskript an, der dann 10 Minuten lang vor Reizbeginn alle zu berücksichtigenden Verhaltensweisen registrierte. Dabei ging es zum einen

um das lokomotorische Verhalten, das über die Mikroschalter unter den Käfig-Sitzstangen auf dem Miniskript aufgezeichnet wurde. Zum zweiten sollte die Alarmruf-Aktivität festgehalten werden. Über ein in jeder Box installiertes Mikrophon liefen die Rufe auf je einen Kasettenrecorder, von dort in einen Tontransformer, der die Rufe zum Schreiber weiterleitete. Für jeden Vogel erfolgte also auf dem Schreiber eine parallele Registrierung seines lokomotorischen und akustischen Verhaltens.
Nach 10 Minuten hörten die Tiere vom Tonband die jeweilige Klangattrappe über die Lautsprecher in den Boxen. Nach Beendigung der Reizung mit der Klangattrappe wurden die versuchsrelevanten Verhaltensweisen der Vögel noch 10 Minuten lang in gleicher Art festgehalten.
Versuchsbeginn war stets 9.00 und 18.00 Uhr, die Versuchszeiten fielen somit mit den Aktivitätsmaxima des Buchfinken zusammen (ASCHOFF & HONMA 1959, siehe Abb. 3, S. 14).
Die Versuche wurden in den Jahren 1977 und 1978 durchgeführt.
Als Klangattrappen dienten die bereits in Kap. 2.2. ausführlich dargestellten Attrappen I - XIV (Abb. 2).
Außerdem kam eine weitere Attrappe hinzu:

Attrappe XV: 20 hintereinandergespielte 1-silbige geräuschhafte Pinkalarm-Rufe; Abstand zwischen den Rufen jeweils ca. 2,5 sec.; Länge der Attrappe: 1'. (Parameter der Silbigkeit gegenüber Attrappe I abgewandelt).

Diese Attrappe sollte Verwendung finden in Experimenten, bei denen Attrappen verschiedener Silbigkeit geprüft wurden.

## 5.4. Gewöhnung an variante Signale I

In den unter diesem Kapitel abgehandelten Versuchen wurden die Tiere in den Gewöhnungsexperimenten mit mehreren Attrappen konfrontiert. Im Gegensatz zum nachfolgenden Kap. 5.5. lag bei den hier besproche-

nen Versuchen immer ein langer zeitlicher Abstand zwischen dem Anbieten der einzelnen Klangattrappen. In Kap. 5.5. hörten die Tiere die verschiedenen Attrappen direkt hintereinander.

5.4.1. Methode

Im ersten Teil der Untersuchungen war die relative Wirksamkeit von 14 verschiedenen Klangattrappen überprüft worden (Kap. 2). Drei davon, nämlich die Attrappen I, II und VI, kamen bei den folgenden Gewöhnungsversuchen zur Anwendung, da sich ihre auslösende Wirkung als etwa gleichstark herausgestellt hatte. Die anderen der insgesamt 15 Klangattrappen wurden in den Spezifitätstests eingesetzt.

Der Gesamtversuch gliederte sich in 5 Abschnitte, die nachfolgend mit Abschnitt A - E bezeichnet werden (vgl. Tab. 7).

In Abschnitt A kamen 2 Männchen und 1 Weibchen ins Experiment. Nach der zweitägigen Eingewöhnungszeit wurde den Vögeln täglich morgens und abends Klangattrappe I angeboten. Diese Versuche erfolgten bis zur völligen Reduzierung des Alarmverhaltens der Tiere. Im Anschluß daran sollten Spezifitätstests über den Grad einer möglicherweise erfolgten Invariantenbildung Aufschluß geben. Dazu wurden die Tiere, wieder morgens und abends, mit je einer Attrappe gereizt, und zwar mit den Attrappen II - XIV in fortlaufender Reihenfolge. Zwischen die Attrappen VIII und IX wurde allerdings Attrappe XV eingeschoben, um zunächst alle spezifischen Reize und dann alle unspezifischen Reize anzubieten. Die Spezifitätstests dauerten 7 Tage. An diese Experimente schlossen sich Gedächtnistests mit der Attrappe I (=Gewöhnungsattrappe) an, die nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen immer morgens durchgeführt wurden. Da zu befürchten war, daß die Vögel eine so lange Isolationszeit nicht schadlos überstehen würden, wurden während der Versuchsphase, in der die Gedächtnistests stattfanden, die Boxen täglich für

eine Stunde geöffnet, und zwar die Box eines jeden Vogels zu einer anderen Zeit.
Die Abschnitte B - E liefen nach dem gleichen Prinzip ab, jedoch wurden die Attrappen in anderer Weise angeboten
In Abschnitt B kamen drei Männchen ins Experiment. Sie sollten sich an zwei voneinander abweichende Attrappen gewöhnen. Morgens hörten sie stets Attrappe I, abends Attrappe II. Nach erreichter Gewöhnung erfolgten Spezifitätstests mit den Attrappen III - XV. Die Gedächtnistests liefen wieder nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen ab. Da sich die Tiere an zwei Attrappen gewöhnt hatten, mußten auch in den Gedächtnistests beide Attrappen überprüft werden. Es wurde immer zuerst Attrappe I angeboten, dann nach einer halben Stunde Pause Attrappe II. Beide gewonnenen Werte wurden für die Darstellungen addiert und dann gemittelt. Da es sich um Attrappen gleicher relativer Wirksamkeit handelte, war dieses Verfahren möglich.
Abschnitt C wurde mit 2 Männchen und einem Weibchen durchgeführt. Hier sollten sich die Tiere an drei voneinander abweichende Attrappen gewöhnen, die immer im Wechsel angeboten wurden: morgens Attrappe I, abends Attrappe II, am folgenden Morgen Attrappe VI, dann am Abend wieder Attrappe I usw. Die Spezifitätstests erfolgten mit den Attrappen III - V und VII - XV. In den Gedächtnistests mußten drei Attrappen überprüft werden. Sie wurden wiederum, wie in Abschnitt B, im Abstand von einer halben Stunde vorgespielt, die gewonnenen Werte dann addiert und gemittelt.
In Abschnitt D kamen wieder 2 Männchen und 1 Weibchen ins Experiment. Die Versuchsdurchführung folgte den gleichen Prinzipien wie in Abschnitt B. Wurden dort jedoch die Attrappen I und II in immer gleicher Reihenfolge angeboten, so wurde hier die Reihenfolge ständig geändert, und zwar wie folgt: I - II - II - I - I - I - II - I - II - II - I - II - II - usw.

Abschnitt E schließlich wurde mit 2 Weibchen und 1 Männchen durchgeführt. Hier sollte wieder, wie in Abschnitt C, auf drei Attrappen Gewöhnung erfolgen. Die Tiere hörten die Attrappen diesmal allerdings in wechselnder Reihenfolge:
II - VI - VI - I - II - VI - II - II - I - VI - I - I - VI - II - I - II - VI - VI - I - usw.
Spezifitäts- und Gedächtnistests der Abschnitte D und E entsprachen denen der Abschnitte B und C.

Tabelle 7: Übersicht über die Versuchsabfolge der Abschnitte A - E. Erklärung im Text.

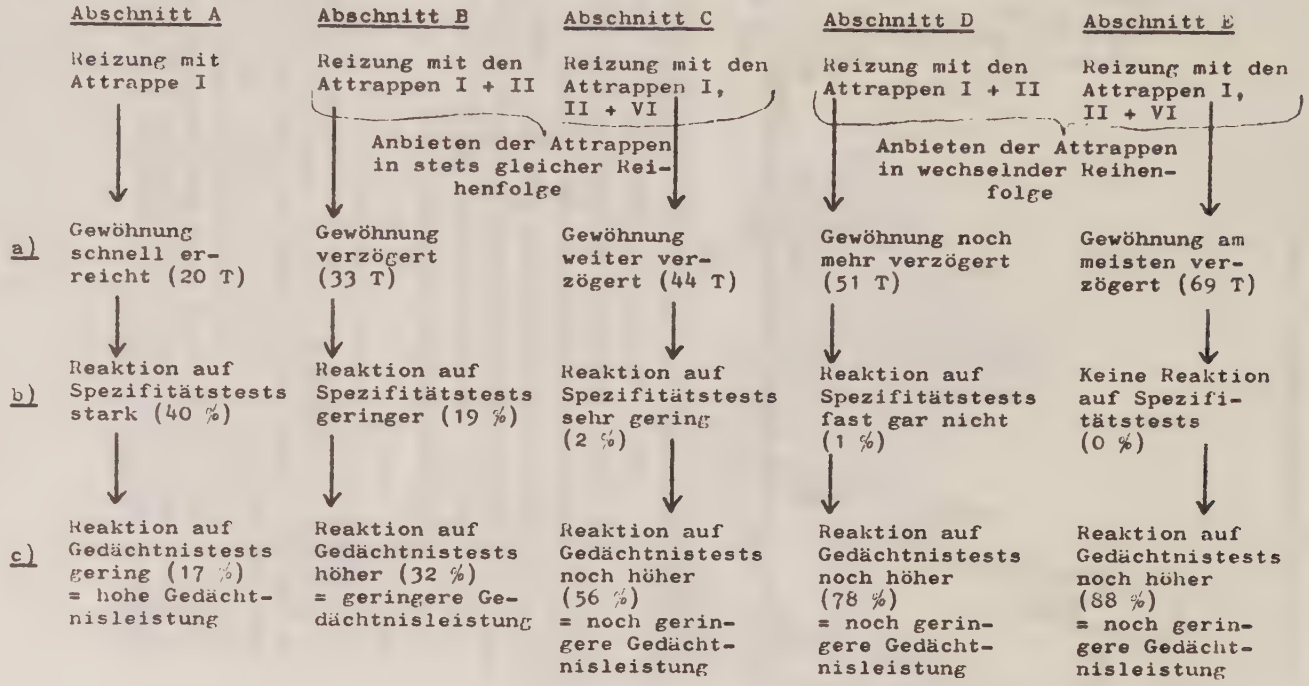
| | Abschnitt A | Abschnitt B | Abschnitt C | Abschnitt D | Abschnitt E |
|---|---|---|---|---|---|
| Gewöhnungsversuche mit den Attrappen: | I | I und II (in geordneter Folge) | I, II u. VI (in geordneter Folge) | I und II (in wechselnder Folge) | I, II u. VI (in wechselnder Folge) |
| Spezifitätstests mit den Attrappen: | II - XV | III - XV | III - V u. VII - XV | II - XV | III - V u. VII - XV |
| Gedächtnistests nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen mit den Attrappen: | I | I und II | I, II u.VI | I und II | I, II u.VI |

### 5.4.2. Ergebnisse

Einen vergleichenden Überblick über die Ergebnisse der Abschnitte A - E gibt Tabelle 8 (S. 67).
Neben den quantitativ dargestellten Alarmrufen traten bei den Vögeln noch andere Alarmreaktionen auf, wie z.B. erhöhte oder verringerte lokomotorische Aktivität und gefiedermotorische Reaktionen. Die gefiedermotorischen Reaktionen blieben bei der Aufzeichnung während der Versuche gänzlich unberücksichtigt. Die lokomotorischen Verhaltensweisen wurden zwar vom Schreiber registriert, ließen sich aber mit Ausnahme der Reaktion des Verharrens nicht oder nur sehr schlecht quantifizieren. Infolgedessen sollen allein die eindeutig quantifizierbaren Parameter des Alarmverhaltens dargestellt werden.

Die Ergebnisse aus Abschnitt A (Abb. 29 - 31)zeigen, daß die beiden Männchen mit Pinkrufen und das Weibchen mit Verharren auf die Attrappe reagierten. Alle drei Tiere reduzierten ihre Verhaltensreaktionen gänzlich, sodaß sie schließlich die Attrappe überhaupt nicht mehr beantworteten. Orientierungsbewegungen zum Reiz hin erfolgten allerdings noch; auch die Tiere aller anderen durchgeführten Versuche, incl. die der Freilandversuche, zeigten nach erfolgter Gewöhnung der Alarmverhaltensweisen ( =Grundkoordination; KRAMER 1972) stets noch Orientierungsbewegungen, da diese eine geringere Gewöhnbarkeit besitzen (MELZACK 1961, PEEKE 1969, GROSS 1974, ZUCCHI 1975).
Die Reaktionen auf die in den Spezifitätstests angebotenen Attrappen erreichten in keinem Fall die Ausgangsreaktionen der Gewöhnungsversuche, liegen jedoch mit Ausnahme der letzten drei Werte und in zwei Fällen des achten Wertes relativ hoch. Bei den letzten drei Spezifitätsattrappen handelte es sich um unspezifische Reize, die entsprechend gering beantwortet wurden. Die niedrigen Reaktionen im achten Spezifitätstest auf Attrappe XV waren zu erwarten, da einsilbige Pinkalarm-Rufe nur eine geringe Auslösbarkeit besitzen.

Tabelle 8: Übersicht über die Versuchsergebnisse der Abschnitte A - E. Anmerkungen dazu siehe S. 68.


Abschnitt A
Abschnitt B
Abschnitt C
Abschnitt D
Abschnitt E
Reizung mit Attrappe I
Reizung mit den Attrappen I + II
Reizung mit den Attrappen I, II + VI
Reizung mit den Attrappen I + II
Reizung mit den Attrappen I, II + VI
Anbieten der Attrappen in stets gleicher Reihenfolge
Anbieten der Attrappen in wechselnder Reihenfolge
a)
Gewöhnung schnell erreicht (20 T)
Gewöhnung verzögert (33 T)
Gewöhnung weiter verzögert (44 T)
Gewöhnung noch mehr verzögert (51 T)
Gewöhnung am meisten verzögert (69 T)
b)
Reaktion auf Spezifitätstests stark (40 %)
Reaktion auf Spezifitätstests geringer (19 %)
Reaktion auf Spezifitätstests sehr gering (2 %)
Reaktion auf Spezifitätstests fast gar nicht (1 %)
Keine Reaktion auf Spezifitätstests (0 %)
c)
Reaktion auf Gedächtnistests gering (17 %) = hohe Gedächtnisleistung
Reaktion auf Gedächtnistests höher (32 %) = geringere Gedächtnisleistung
Reaktion auf Gedächtnistests noch höher (56 %) = noch geringere Gedächtnisleistung
Reaktion auf Gedächtnistests noch höher (78 %) = noch geringere Gedächtnisleistung
Reaktion auf Gedächtnistests noch höher (88 %) = noch geringere Gedächtnisleistung

Die Gedächtnistests erbrachten nur sehr langsam ansteigende Werte, die selbst nach 30 Tagen noch weit unter der Ausgangsreaktion lagen.

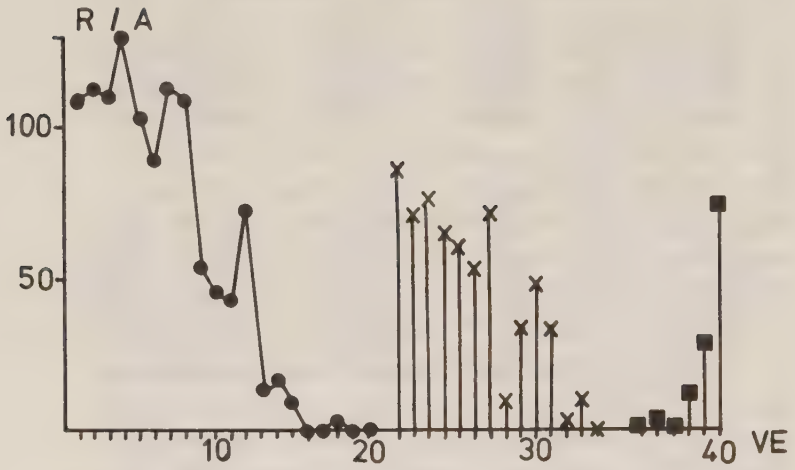



Abb. 29: Ergebnisse von Vogel 1 aus Versuchsabschnitt A. —●— = Verlauf der Gewöhnung an Attrappe I; x = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen:II - VIII, XV, IX - XIV; ■ = Werte der Gedächtnistests nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen. R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

---

Anmerkungen zu Tabelle 8 (S.67): Die Zahlen in Spalte a) geben die durchschnittliche Anzahl der Tage (T) an, die die Tiere zum Erreichen vollständiger Gewöhnung benötigten. Für die Zahlen in Spalte b) wurden jeweils die Werte aller Spezifitätstests addiert und dann durch die Anzahl der Spezifitätstests dividiert. In gleicher Weise kamen die Zahlen in Spalte c) zustande: Addition der Werte jeweils aller Gedächtnistests und anschließende Division durch die Anzahl der Gedächtnistests.

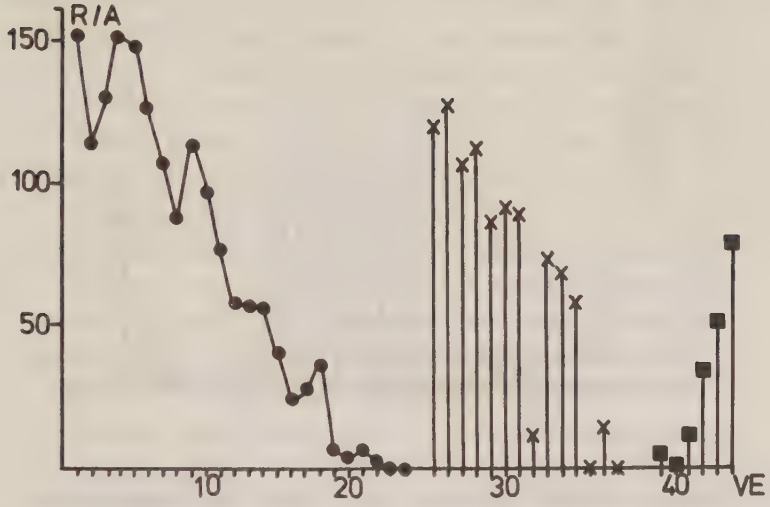



Abb. 30: Ergebnisse von Vogel 2 aus Versuchsabschnitt A. —●— = Verlauf der Gewöhnung an Attrappe I; x = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen: II - VIII, XV, IX - XIV; ■ = Werte der Gedächtnistests mit Attrappe I nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen. R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

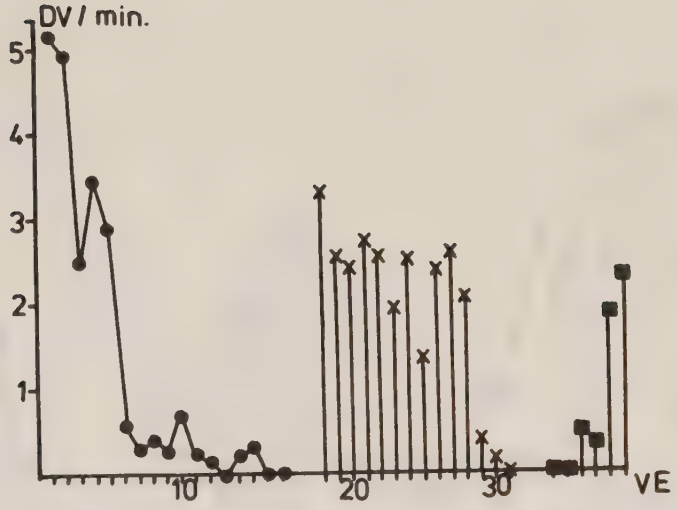


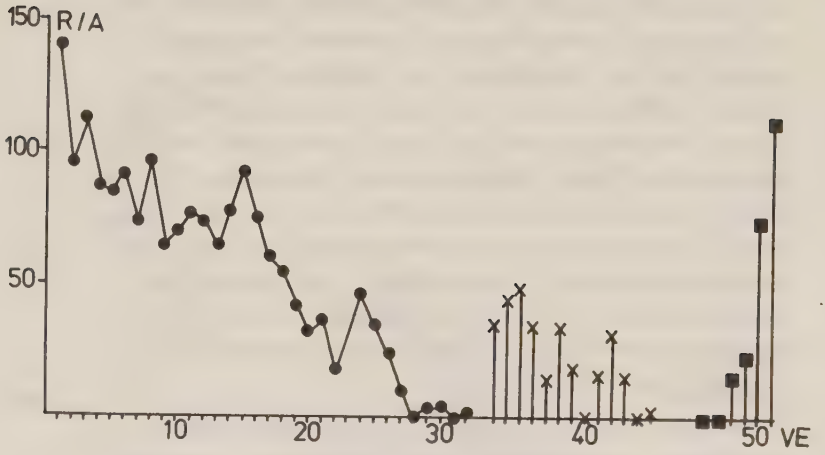

Abb. 31: Ergebnisse von Vogel 3 aus Versuchsabschnitt A. —●— = Verlauf der Gewöhnung an Attrappe I; x = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen: II - VIII, XV, IX - XIV; ■ = Werte der Gedächtnistests mit Attrappe I nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen. DV/min. = Dauer des Verharrens in Minuten; VE = Versuchsereignis.

In Abschnitt B reagierte ein Vogel auf alle Attrappen mit starkem Hin- und Herflattern zwischen den Käfigwänden. Diese Reaktion gewöhnte sich zwar ebenso wie die Reaktionen der anderen Tiere, war jedoch nicht quantitativ darstellbar, da Aufzeichnungen auf dem Miniskript nicht erfolgten. Die beiden anderen Tiere reagierten mit Pinkrufen. Sie gewöhnten sich zwar gänzlich, aber später als die Tiere von Abschnitt A. Die Antworten auf die Spezifitätsattrappen fielen relativ gering aus, die Gedächtnistests erbrachten ab dem 10. Tag ( = 3. Gedächtnistest) höhere Werte als Abschnitt A (Abb. 32 u. 33).

Alle drei Vögel von Abschnitt C reagierten mit Pinkalarm, zeigten sehr späte Gewöhnung, beantworteten die Spezifitätsattrappen nur sehr gering und zeigten in den Gedächtnistests, außer im ersten, hohe Reaktionen (Abb. 34 - 36).

Eine sehr späte Kannphase bei den Gewöhnungsversuchen erbrachten die Tiere von Abschnitt D. Hier reagierten zwei Vögel mit Verharren und ein Vogel mit Rufen. Fast keine Reaktionen auf die Spezifitätsattrappen und hohe Antworten bei den Gedächtnistests zeichnen diese Ergebnisse weiterhin aus (Abb. 37 - 39).

Beim letzten Abschnitt E reagierte ein Vogel von Tag zu Tag mit anderem Alarmverhalten, mal rufend, mal verharrend, sodaß er in die Auswertungen nicht einbezogen werden konnte. Das akustische Verhalten der anderen beiden Vögel gewöhnte sich sehr spät. Die Spezifitätsattrappen beantworteten sie überhaupt nicht, dagegen reagierten sie sehr stark in den Gedächtnistests (Abb. 40 u. 41).



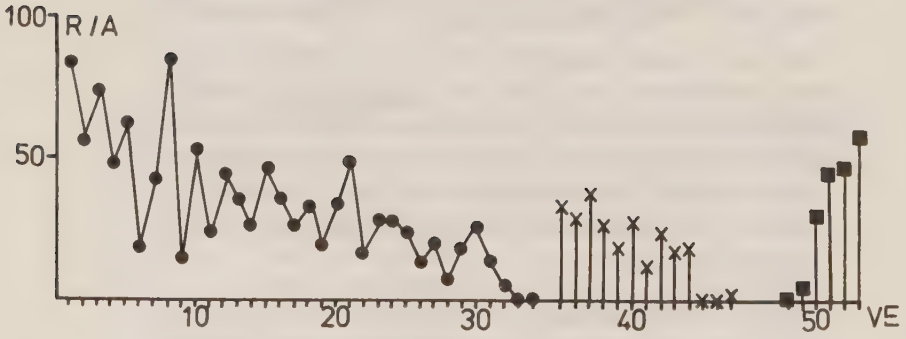
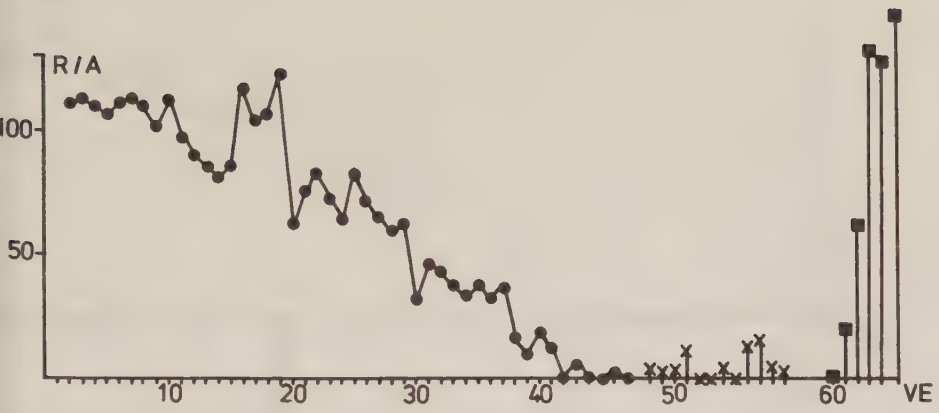




Abb. 32 (oben) und Abb. 33 (unten): Ergebnisse der Vögel 1 und 2 aus Versuchsabschnitt B. —●— = Verlauf der Gewöhnung an die in stets gleicher Reihenfolge dargebotenen Attrappen I und II; x = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen: III - VIII, XV, IX - XIV; ■ = Werte der Gedächtnistests mit den Attrappen I und II nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen (jeweils Mittelwerte der Reaktionen auf beide Attrappen). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.



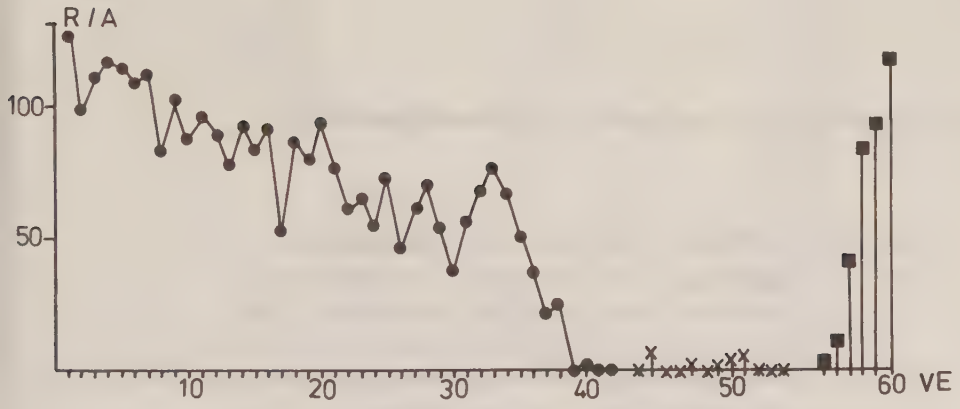




Abb. 34 (oben) und Abb. 35 (unten): Ergebnisse der Vögel 1 und 2 aus Versuchsabschnitt C. —●— = Verlauf der Gewöhnung an die in stets gleicher Reihenfolge dargebotenen Attrappen I, II und VI; x = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen: III - V, VII + VIII, XV, IX - XIV; ■ = Werte der Gedächtnistests mit den Attrappen I, II und VI nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen (jeweils Mittelwerte der Reaktionen auf alle drei Attrappen). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

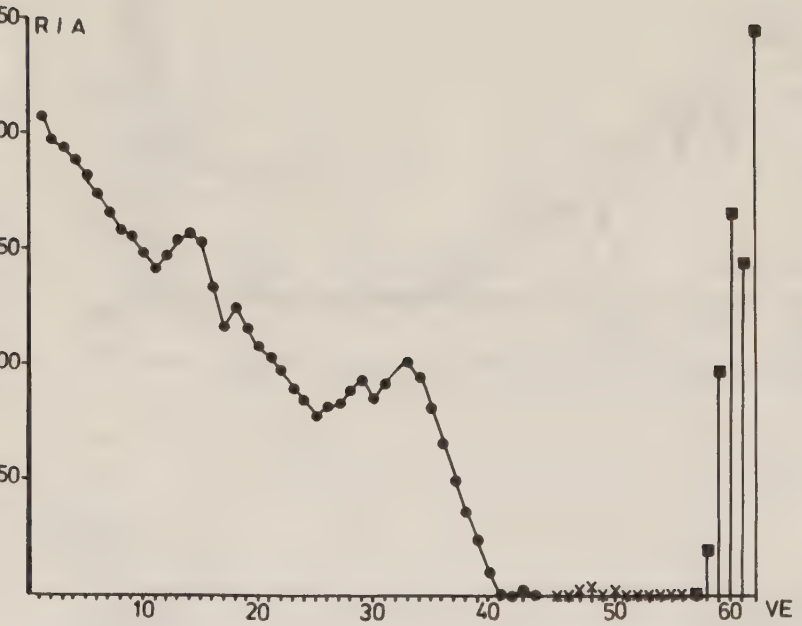
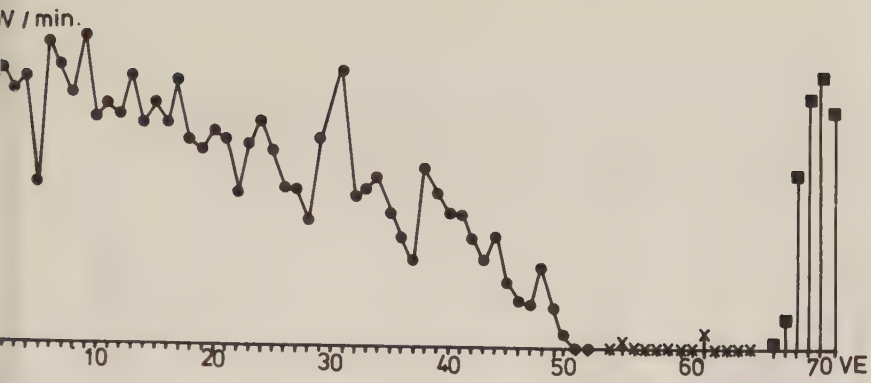



Abb. 36: Ergebnisse von Vogel 3 aus Versuchsabschnitt C. —●— = Verlauf der Gewöhnung an die in stets gleicher Reihenfolge dargebotenen Attrappen I, II und VI; x = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen: III - V, VII + VIII, XV, IX - XIV; ■ = Werte der Gedächtnistests mit den Attrappen I, II und VI nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen (jeweils Mittelwerte der Reaktionen auf alle drei Attrappen). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.



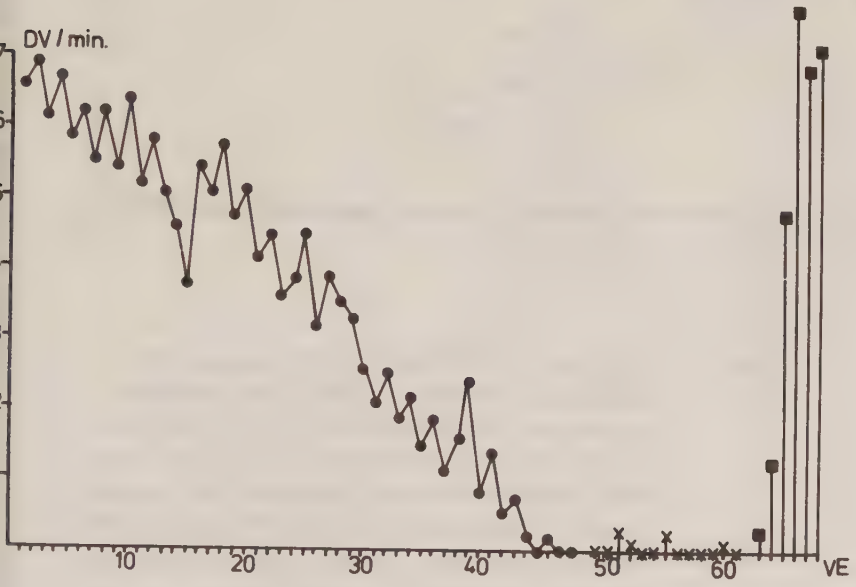




Abb. 37 (oben) und Abb. 38 (unten): Ergebnisse der Vögel 1 und 2 aus Versuchsabschnitt D.
—●— = Verlauf der Gewöhnung an die in stets wechselnder Reihenfolge dargebotenen Attrappen I und II; x = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen: III - VIII, XV, IX - XIV; ■ = Werte der Gedächtnistests mit den Attrappen I und II nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen (jeweils Mittelwerte der Reaktionen auf beide Attrappen). DV/min. = Dauer des Verharrens in Minuten; VE = Versuchsereignis.

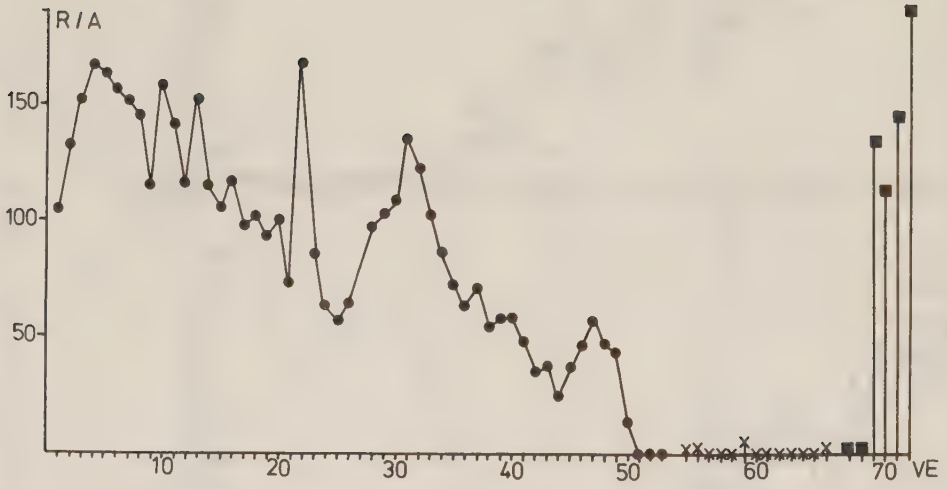



Abb. 39: Ergebnisse von Vogel 3 aus Versuchsabschnitt D. —●— = Verlauf der Gewöhnung an die in stets wechselnder Reihenfolge dargebotenen Attrappen I und II; x = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen: III - VIII, XV, IX - XIV; ■ = Werte der Gedächtnistests mit den Attrappen I und II nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen (jeweils Mittelwerte der Reaktionen auf beide Attrappen). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

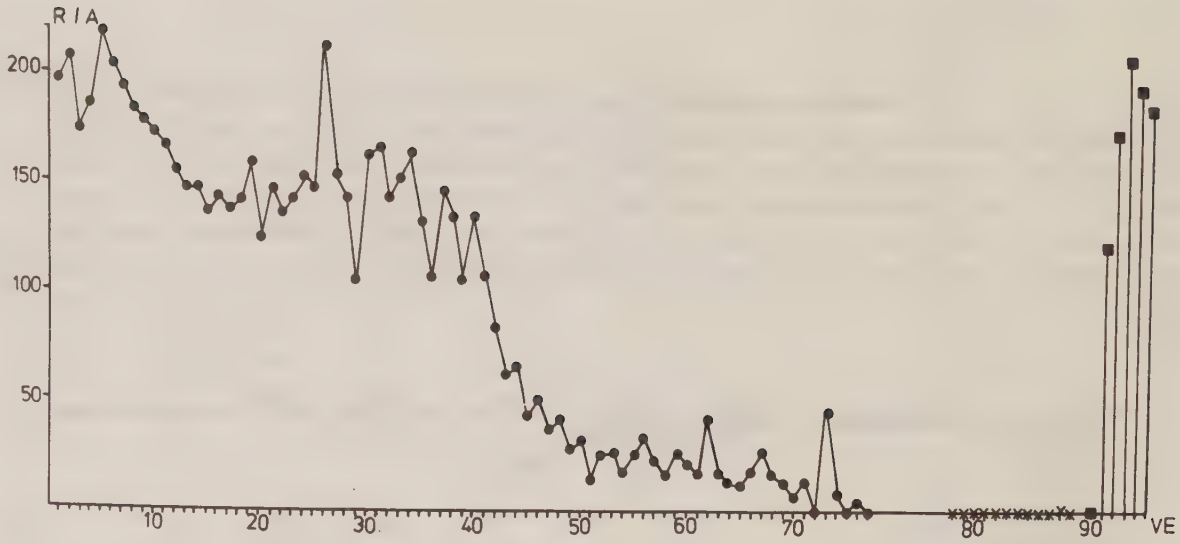



Abb. 40: Ergebnisse von Vogel 1 aus Versuchsabschnitt E. —●— = Verlauf der Gewöhnung an die in stets wechselnder Reihenfolge dargebotenen Attrappen I, II und VI; x = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen: III - V, VII und VIII, XV, IX - XIV; ■ = Werte der Gedächtnistests mit den Attrappen I, II und VI nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen (jeweils Mittelwerte der Reaktionen auf alle drei Attrappen). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

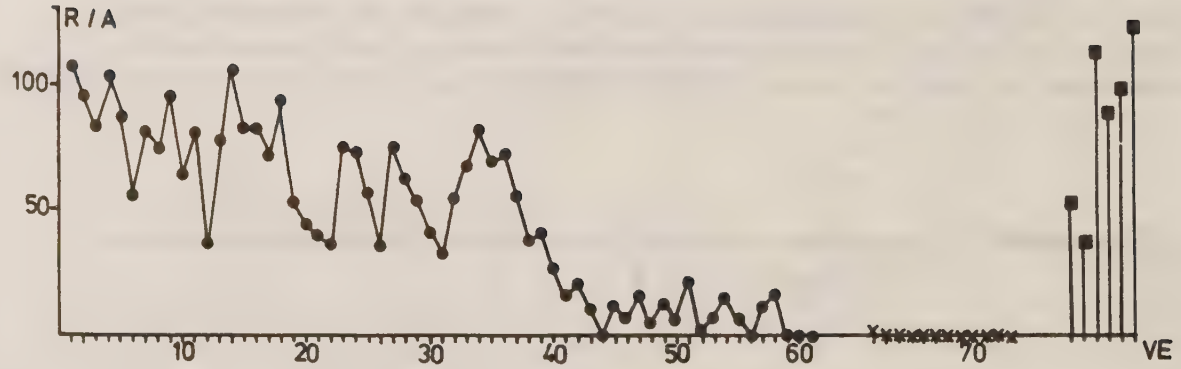



Abb. 41: Ergebnisse von Vogel 2 aus Versuchsabschnitt E. —●— = Verlauf der Gewöhnung an die in stets wechselnder Reihenfolge dargebotenen Attrappen I, II und VI; x = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen: III - V, VII und VIII, XV, IX - XIV; ■ = Werte der Gedächtnistests mit den Attrappen I, II und VI nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen (jeweils Mittelwerte der Reaktionen auf alle drei Attrappen). R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

Um die Ergebnisse der 5 Versuchsabschnitte besser vergleichbar zu machen, wurden zunächst alle einzelnen Kurven in Prozent umgerechnet. Dabei wurde jeweils der erste Wert 100 Prozent gesetzt, denn vor allem die Ausgangsreaktion der Vögel zu Beginn der Versuche ist es ja, mit denen die Werte der Spezifitätstests und die der Gedächtnistests verglichen werden sollten. Von den einzelnen in Prozent umgerechneten Kurven wurden für die Tiere mit gleichen Reaktionen Mittelwertsdarstellungen angefertigt. Bevor jetzt ein kurzer Vergleich der 5 Darstellungen gezogen werden soll, muß noch auf folgendes hingewiesen werden: die Mittelwertskurven beinhalten z.T. die Werte von drei, z.T. nur von zwei Tieren, unterschiedlichen Grundmengen also. Die Anzahl der Tiere der einzelnen Abschnitte ist insgesamt sehr gering. Aus diesen Gründen muß es etwas fraglich erscheinen, ob Mittelwertsdarstellungen überhaupt zulässig sind. Sie wurden trotzdem gewählt, um die Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu erleichtern. Die daraus abgeleiteten Aussagen können wahrscheinliche Tendenzen aufzeigen, nicht jedoch als endgültig betrachtet werden. Aus den genannten Einwänden wird auch auf statistische Tests gänzlich verzichtet.

Betrachtet man die in Prozent normierten und z.T. in Mittelwertskurven dargestellten Ergebnisse (Abb. 42 - 45), so zeigen sich drei kontinuierliche Entwicklungsreihen: 1. Die Gewöhnungskurven werden von Abschnitt A nach E von mal zu mal immer länger, d.h. vollkommene Gewöhnung setzt immer später ein. 2. Die Spezifitätsattrappen werden von A nach E immer geringer beantwortet. 3. Die Gedächtnistests erbringen von A nach E immer früher Werte und die Reaktionen steigen in dieser Reihenfolge an. (Siehe dazu auch die in Tabelle 8 angegebenen Zahlen.) Die Standardabweichungen der Mittelwertsdarstellungen der Abb. 42 - 45 sind in den Tabellen 9 - 13 aufgeführt.

Die Kurven der einzelnen Tiere sind individuell in ihrem Verlauf ganz unterschiedlich. Eine Systematik läßt sich außer der hier dargestellten nicht ablesen.

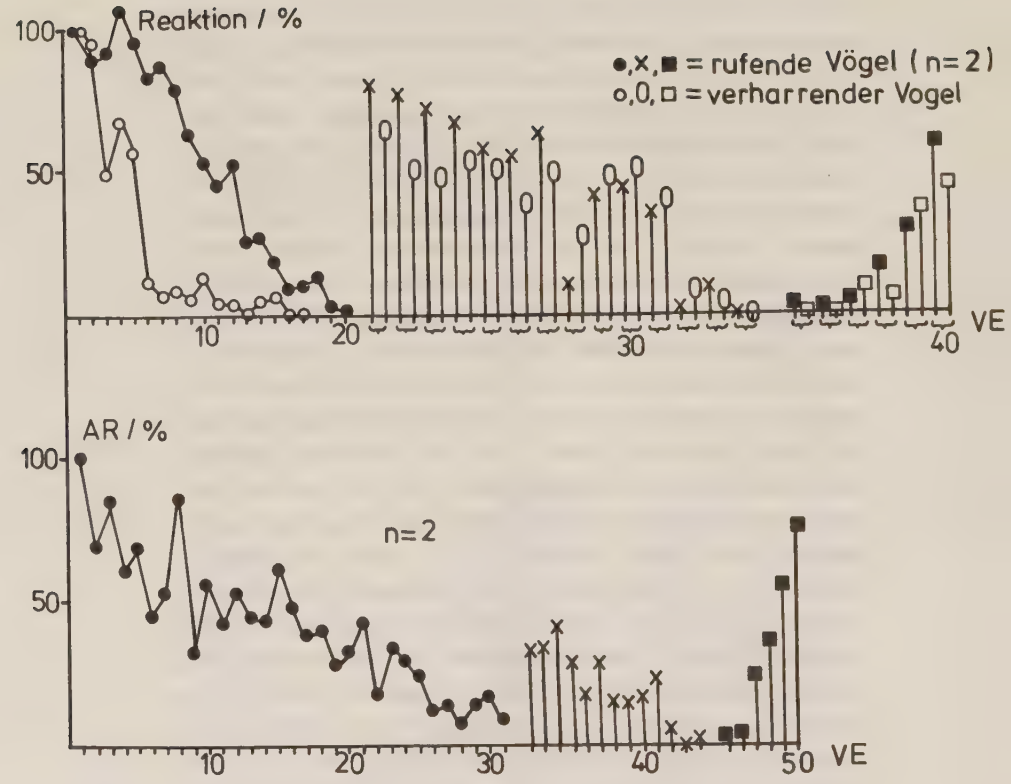



Abb. 42: In Prozent normierte und z.T. in Mittelwerten dargestellte Ergebnisse der Vögel aus Versuchsabschnitt A (oben) und Versuchsabschnitt B (unten).
Oben: —●— und —○— = Verlauf der Gewöhnung an Attrappe I; x und O = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen: II - VIII, XV, IX - XIV; ■ und □ = Werte der Gedächtnistests mit Attrappe I nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen. VE = Versuchsereignis.
Unten: —●— = Verlauf der Gewöhnung an die in stets gleicher Reihenfolge dargebotenen Attrappen I und II; x = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spe-

zifitätsattrappen: III - VIII, XV, IX - XIV;
■ = Werte der Gedächtnistests mit den Attrappen I und II nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen (jeweils Mittelwerte der Reaktionen auf beide Attrappen).
AR = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

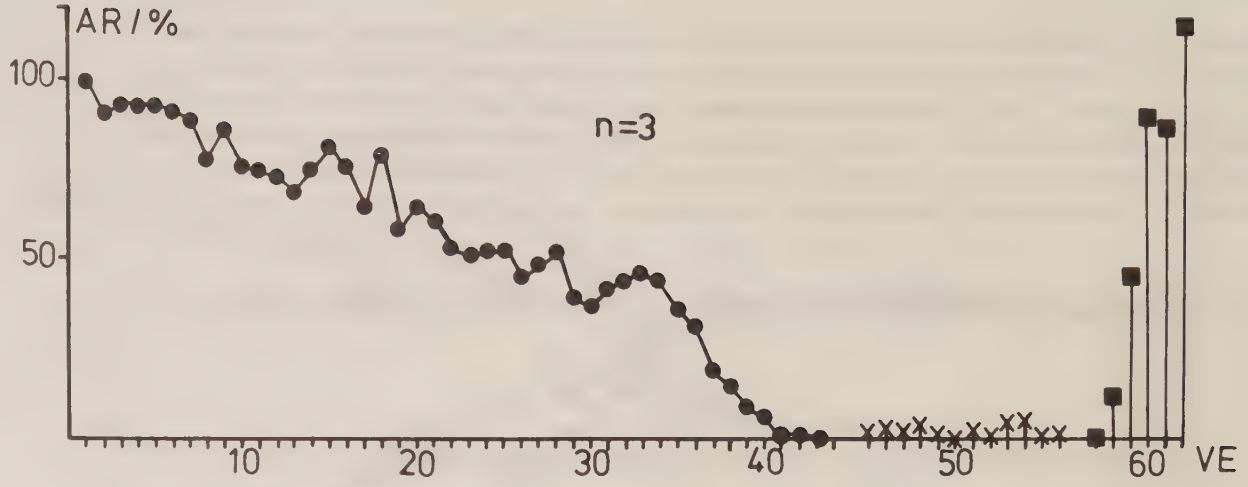



Abb. 43: In Prozent normierte Mittelwertsdarstellung der Ergebnisse der Vögel aus Versuchsabschnitt C. —●— = Verlauf der Gewöhnung an die in stets gleicher Reihenfolge dargebotenen Attrappen I, II und VI; x = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen: III - V, VII + VIII, XV, IX - XIV; ■ = Werte der Gedächtnistests mit den Attrappen I, II und VI nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen (jeweils Mittelwerte der Reaktionen auf alle drei Attrappen). AR = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

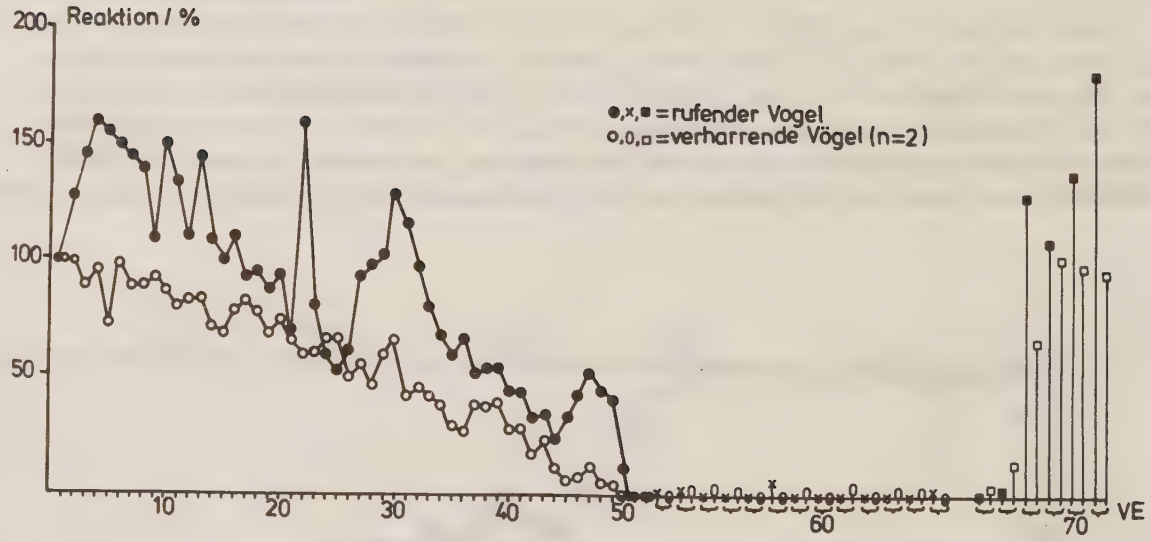



Abb. 44: In Prozent normierte und für das Verharren in Mittelwerten dargestellte Ergebnisse der Vögel aus Versuchsabschnitt D. —●— und —○— = Verlauf der Gewöhnung an die in stets wechselnder Reihenfolge dargebotenen Attrappen I und II; x und 0 = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen: III - VIII, XV, IX - XIV; ■ und □ = Werte der Gedächtnistests mit den Attrappen I und II nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen (jeweils Mittelwerte der Reaktionen auf beide Attrappen). VE = Versuchsereignis.

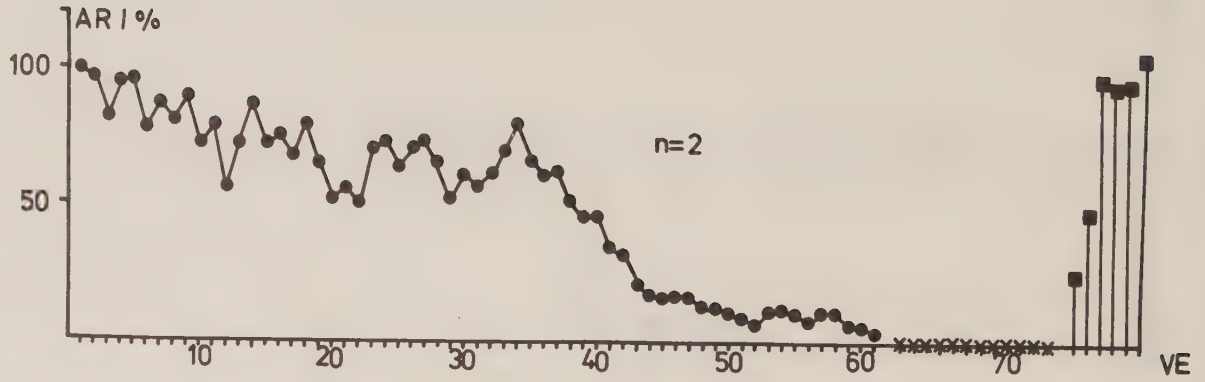



Abb. 45: In Prozent normierte Mittelwertsdarstellung der Ergebnisse der Vögel aus Versuchsabschnitt E. —●— = Verlauf der Gewöhnung an die in stets wechselnder Reihenfolge dargebotenen Attrappen I, II und VI; x = Werte der Spezifitätstests; Reihenfolge der getesteten Spezifitätsattrappen: III - V, VII + VIII, XV, IX - XIV; ■ = Werte der Gedächtnistests mit den Attrappen I, II und VI nach 2, 5, 10, 15, 20 und 30 Tagen (jeweils Mittelwerte der Reaktionen auf alle drei Attrappen). AR = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

Tabelle 9: Standardabweichungen zur Abb. 42, oben (rufende Vögel)

| Gewöhnungskurve | | | | Spezifitätstests | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| VE | 1 | S | 0,0 | II | S | 0,6 |
| | 2 | | 19,9 | III | | 11,7 |
| | 3 | | 10,6 | IV | | 0,1 |
| | 4 | | 11,3 | V | | 10,5 |
| | 5 | | 2,7 | VI | | 1,0 |
| | 6 | | 1,5 | VII | | 9,0 |
| | 7 | | 22,7 | VIII | | 5,2 |
| | 8 | | 29,4 | XV | | 1,5 |
| | 9 | | 17,9 | IX | | 12,4 |
| | 10 | | 15,7 | X | | 1,2 |
| | 11 | | 7,9 | XI | | 6,1 |
| | 12 | | 19,4 | XII | | 1,9 |
| | 13 | | 17,3 | XIII | | 1,1 |
| | 14 | | 16,0 | XIV | | 0,0 |
| | 15 | | 12,0 | | | |
| | 16 | | 11,1 | Gedächtnistests | | |
| | 17 | | 12,4 | 1 | S | 2,3 |
| | 18 | | 15,2 | 2 | | 1,2 |
| | 19 | | 2,7 | 3 | | 5,5 |
| | 20 | | 1,8 | 4 | | 9,1 |
| | | | | 5 | | 6,6 |
| | | | | 6 | | 9,9 |

Tabelle 10: Standardabweichungen zur Abb. 42, unten

| Gewöhnungskurve | | | | Spezifitätstests | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| VE | 1 | S | 0,0 | III | S | 10,6 |
| | 2 | | 0,3 | IV | | 2,6 |
| | 3 | | 6,4 | V | | 7,8 |
| | 4 | | 3,6 | VI | | 5,0 |
| | 5 | | 11,0 | VII | | 8,3 |
| | 6 | | 29,4 | VIII | | 6,4 |
| | 7 | | 0,0 | XV | | 1,2 |
| | 8 | | 24,2 | IX | | 19,6 |
| | 9 | | 20,6 | X | | 6,4 |
| | 10 | | 10,0 | XI | | 0,6 |
| | 11 | | 18,1 | XII | | 7,0 |
| | 12 | | 0,9 | XIII | | 0,0 |
| | 13 | | 1,4 | XIV | | 0,7 |
| | 14 | | 16,4 | | | |
| | 15 | | 6,6 | Gedächtnistests | | |
| | 16 | | 7,8 | 1 | S | 0,9 |
| | 17 | | 8,5 | 2 | | 4,2 |
| | 18 | | 0,6 | 3 | | 18,0 |
| | 19 | | 4,0 | 4 | | 25,9 |
| | 20 | | 12,9 | 5 | | 2,9 |
| | 21 | | 22,8 | 6 | | 5,9 |
| | 22 | | 4,6 | | | |
| | 23 | | 0,8 | | | |
| | 24 | | 6,3 | | | |
| | 25 | | 8,4 | | | |
| | 26 | | 6,1 | | | |
| | 27 | | 17,9 | | | |
| | 28 | | 3,9 | | | |
| | 29 | | 14,2 | | | |
| | 30 | | 22,1 | | | |
| | 31 | | 10,5 | | | |

Tabelle 11: Standardabweichungen zur Abb. 43

| Gewöhnungskurve | | | |
|---|---|---|---|
| VE | 1 | S | 0,0 |
| | 2 | | 12,3 |
| | 3 | | 5,4 |
| | 4 | | 2,8 |
| | 5 | | 7,0 |
| | 6 | | 9,9 |
| | 7 | | 9,8 |
| | 8 | | 13,4 |
| | 9 | | 14,3 |
| | 10 | | 10,0 |
| | 11 | | 6,7 |
| | 12 | | 3,7 |
| | 13 | | 7,0 |
| | 14 | | 2,6 |
| | 15 | | 20,9 |
| | 16 | | 15,4 |
| | 17 | | 27,9 |
| | 18 | | 27,3 |
| | 19 | | 4,2 |
| | 20 | | 11,8 |
| | 21 | | 12,7 |
| | 22 | | 10,2 |
| | 23 | | 7,9 |
| | 24 | | 19,0 |
| | 25 | | 14,7 |
| | 26 | | 12,1 |
| | 27 | | 7,0 |
| | 28 | | 8,1 |
| | 29 | | 8,6 |
| | 30 | | 6,4 |
| | 31 | | 3,2 |
| | 32 | | 10,2 |
| | 33 | | 15,2 |
| | 34 | | 9,9 |
| | 35 | | 5,9 |
| | 36 | | 1,2 |
| | 37 | | 4,9 |
| | 38 | | 5,6 |
| | 39 | | 8,7 |
| | 40 | | 4,3 |
| | 41 | | 0,0 |
| | 42 | | 2,6 |
| | 43 | | 0,7 |
| | 44 | | 0,0 |

| Spezifitätstests | | |
|---|---|---|
| III | S | 1,8 |
| IV | | 2,7 |
| V | | 1,8 |
| VII | | 4,7 |
| VIII | | 1,4 |
| XV | | 0,6 |
| IX | | 2,3 |
| X | | 1,8 |
| XI | | 5,4 |
| XII | | 8,3 |
| XIII | | 2,6 |
| XIV | | 1,5 |

| Gedächtnistests | | |
|---|---|---|
| 1 | S | 0,9 |
| 2 | | 5,2 |
| 3 | | 11,9 |
| 4 | | 28,7 |
| 5 | | 26,4 |
| 6 | | 20,8 |

Tabelle 12: Standardabweichungen zur Abb. 44 (verharrende Vögel)

Gewöhnungskurve

| VE | 1 | S | 0,0 |
|---|---|---|---|
| | 2 | | 9,4 |
| | 3 | | 4,7 |
| | 4 | | 8,1 |
| | 5 | | 24,5 |
| | 6 | | 4,7 |
| | 7 | | 7,2 |
| | 8 | | 7,3 |
| | 9 | | 15,0 |
| | 10 | | 14,8 |
| | 11 | | 1,8 |
| | 12 | | 7,8 |
| | 13 | | 9,4 |
| | 14 | | 3,2 |
| | 15 | | 17,1 |
| | 16 | | 5,9 |
| | 17 | | 8,3 |
| | 18 | | 12,9 |
| | 19 | | 4,6 |
| | 20 | | 3,8 |
| | 21 | | 3,9 |
| | 22 | | 11,4 |
| | 23 | | 9,4 |
| | 24 | | 12,1 |
| | 25 | | 2,1 |
| | 26 | | 3,2 |
| | 27 | | 4,2 |
| | 28 | | 7,7 |
| | 29 | | 13,8 |
| | 30 | | 38,3 |
| | 31 | | 13,0 |
| | 32 | | 10,7 |
| | 33 | | 20,5 |
| | 34 | | 8,5 |
| | 35 | | 9,6 |
| | 36 | | 0,6 |
| | 37 | | 30,4 |
| | 38 | | 19,9 |
| | 39 | | 5,6 |
| | 40 | | 22,3 |
| | 41 | | 11,4 |
| | 42 | | 14,8 |
| | 43 | | 18,6 |
| | 44 | | 13,1 |
| | 45 | | 10,1 |
| | 46 | | 8,1 |
| | 47 | | 19,1 |
| | 48 | | 9,3 |

Spezifitätstests

| III | S | 0,0 |
|---|---|---|
| IV | | 1,7 |
| V | | 1,8 |
| VI | | 1,3 |
| VII | | 0,0 |
| VIII | | 0,0 |
| XV | | 2,1 |
| IX | | 0,0 |
| X | | 3,7 |
| XI | | 0,0 |
| XII | | 0,8 |
| XIII | | 0,9 |
| XIV | | 0,0 |

Gedächtnistests

| 1 | S | 1,5 |
|---|---|---|
| 2 | | 6,2 |
| 3 | | 9,6 |
| 4 | | 22,5 |
| 5 | | 8,3 |
| 6 | | 20,1 |

Tabelle 13: Standardabweichungen zur Abb. 45

| Gewöhnungskurve | | | |
|---|---|---|---|
| VE | 1 | S | 0,0 |
| | 2 | | 11,9 |
| | 3 | | 8,3 |
| | 4 | | 1,3 |
| | 5 | | 21,1 |
| | 6 | | 36,5 |
| | 7 | | 16,5 |
| | 8 | | 17,5 |
| | 9 | | 0,4 |
| | 10 | | 19,7 |
| | 11 | | 6,4 |
| | 12 | | 31,5 |
| | 13 | | 1,5 |
| | 14 | | 16,8 |
| | 15 | | 4,7 |
| | 16 | | 2,5 |
| | 17 | | 2,5 |
| | 18 | | 10,2 |
| | 19 | | 22,3 |
| | 20 | | 15,7 |
| | 21 | | 26,6 |
| | 22 | | 25,0 |
| | 23 | | 1,6 |
| | 24 | | 6,6 |
| | 25 | | 15,0 |
| | 26 | | 52,3 |
| | 27 | | 5,6 |
| | 28 | | 10,0 |
| | 29 | | 2,2 |
| | 30 | | 30,7 |
| | 31 | | 38,7 |
| | 32 | | 14,8 |
| | 33 | | 10,9 |
| | 34 | | 5,0 |
| | 35 | | 1,3 |
| | 36 | | 10,0 |
| | 37 | | 15,7 |
| | 38 | | 22,6 |
| | 39 | | 10,8 |
| | 40 | | 30,5 |
| | 41 | | 28,0 |
| | 42 | | 15,8 |
| | 43 | | 15,1 |
| | 44 | | 23,8 |
| | 45 | | 7,6 |
| | 46 | | 13,4 |
| | 47 | | 2,8 |
| | 48 | | 11,2 |
| | 49 | | 1,9 |
| | 50 | | 6,9 |
| | 51 | | 2,9 |
| | 52 | | 8,1 |
| | 53 | | 4,4 |
| | 54 | | 4,1 |
| | 55 | | 4,8 |

| Gewöhnungskurve, Forts. | | | |
|---|---|---|---|
| VE | 56 | S | 11,9 |
| | 57 | | 0,3 |
| | 58 | | 3,7 |
| | 59 | | 9,7 |
| | 60 | | 7,9 |
| | 61 | | 6,1 |

| Spezifitätstests | | |
|---|---|---|
| III | S | 1,3 |
| VI | | 0,0 |
| V | | 0,0 |
| VII | | 0,6 |
| VIII | | 0,0 |
| XV | | 0,0 |
| IX | | 0,0 |
| X | | 0,0 |
| XI | | 0,0 |
| XII | | 0,0 |
| XIII | | 0,7 |
| XIV | | 0,0 |

| Gedächtnistests | | |
|---|---|---|
| 1 | S | 35,0 |
| 2 | | 19,5 |
| 3 | | 12,2 |
| 4 | | 16,0 |
| 5 | | 4,9 |
| 6 | | 15,6 |

### 5.4.3. Diskussion

Wie bereits in der Einleitung dargestellt, deutet sich schon in der Arbeit von ZUCCHI (1975) an, daß bei der Gewöhnung von Buchfinken an arteigene Alarmrufe möglicherweise Invariantenbildung beteiligt ist: reizt man gewöhnte Tiere mit verschiedenen veränderten Klangattrappen, so erfolgen zwar wieder Reaktionen, in den meisten Fällen liegen sie jedoch niedriger als die Ausgangsreaktionen zu Beginn der Gewöhnungsversuche.

Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß Buchfinken dazu in der Lage sind, sich an variante Signale zu gewöhnen. Erfolgt bei Anbieten einer einzigen Attrappe sehr schnell eine Reduzierung des Alarmverhaltens, so tritt bei Reizung mit zwei verschiedenen Attrappen eine langsamere und bei Darbietung von drei verschiedenen Attrappen eine noch mehr verzögerte Reduktion des Alarmverhaltens ein. Werden den Tieren zwei bzw. drei verschiedene Klangattrappen in immer gleicher Reihenfolge angeboten, so kommt es schneller zu einer Gewöhnung als bei Vorspielen der Attrappen in stets wechselnder Reihenfolge. Selbst dann ist aber noch Gewöhnung möglich. Es ergibt sich also folgendes:

a) je mehr verschiedene Signale angeboten werden, umso länger dauert es, bis der Lernprozeß der Gewöhnung eintritt und

b) je geordneter voneinander abweichende Signale angeboten werden, umso schneller erfolgt eine Gewöhnung an diese Signale.

Es ist anzunehmen, daß die Gesamtsituation, in der sich die Tiere während der Versuche befinden, eingespeichert wird. Die Konstanz aller die Vögel umgebenden Faktoren ermöglicht wohl überhaupt erst eine Gewöhnung in allen Fällen.

Wenn man zunächst von den gewonnenen Ergebnissen absieht, sind prinzipiell für die Versuche, in denen die Tiere an zwei bzw. drei Attrappen gewöhnt wurden, 5 unterschiedliche Lernwege möglich (Abb. 46):

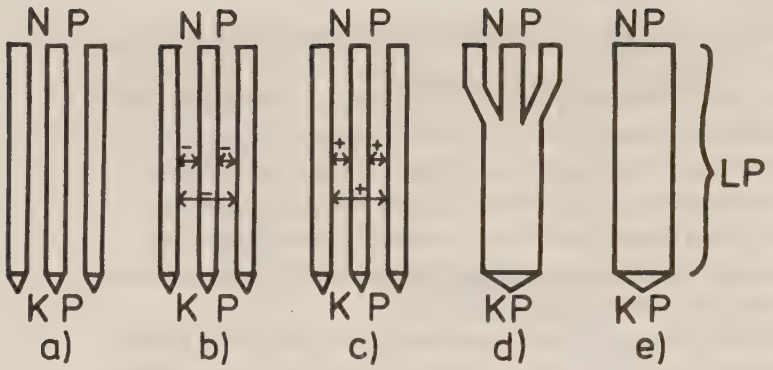



Abb. 46: Hypothetisches Modell für die 5 unterschiedlichen Lernwege ( a - e ) bei der Gewöhnung an drei Attrappen. Erklärung im Text. NP = Nullphase, LP = Lernphase, KP = Kannphase.

a) Es erfolgt für jede einzelne Attrappe ein gesonderter Lernprozeß; die Lernprozesse laufen unabhängig voneinander ab und beeinflussen sich gegenseitig nicht.

b) Es erfolgt für jede einzelne Attrappe ein gesonderter Lernprozeß; die Lernprozesse beeinflussen sich gegenseitig negativ.

c) Es erfolgt für jede einzelne Attrappe ein gesonderter Lernprozeß; die Lernprozesse beeinflussen sich gegenseitig positiv.

d) Zunächst werden für jede Attrappe unabhängig voneinander laufende Lernprozesse in Gang gesetzt, deren gegenseitige Verkoppelung zu einem einzigen Lernprozeß zu einem späteren Zeitpunkt erfolgt.

e) Während des gesamten Versuchsablaufs werden alle Attrappen in einem einzigen Prozeß gelernt.

Zu Möglichkeit a). Bei Anbieten nur einer Attrappe (Abb. 42, oben) erfolgte vollkommene Gewöhnung nach maximal 20 Versuchsereignissen (=VE), die Attrappe mußte also 20 mal angeboten werden. Bei Reizung mit zwei Attrappen (Abb. 42, unten) und drei Attrappen

(Abb. 43) waren zwar, um vollkommene Gewöhnung zu erreichen, 32 bzw. 43 VE notwendig, jede einzelne Attrappe wurde aber nur 16 bzw. 14 mal angeboten. Würden zwei bzw. drei einzelne Lernprozesse ohne gegenseitige Beeinflussung ablaufen, so wäre eine wesentlich spätere vollkommene Gewöhnung zu fordern, da für alle zwei bzw. drei Attrappen, deren auslösende Wirkung nahezu gleich ist (Kap. 2), ca. 20 VE erforderlich wären. Die Kannphase dürfte dann erst nach 40 bzw. 60 VE eingetreten sein. Erschwerend kommt noch hinzu, daß die Zwischenreizintervalle (ISI) zwischen gleichen Attrappen bei Anbieten von zwei bzw. drei Attrappen wesentlich größer waren als die ISI bei Anbieten von nur einer Attrappe. Da mit zunehmender Länge der ISI aber auch der Gewöhnungsprozeß verlängert wird (FILE 1973 b, ZUCCHI 1975), dürfte in den vorliegenden Fällen die Kannphase noch später eingetreten sein.

Zu Möglichkeit b). Hier gelten die gleichen Einwände wie für Möglichkeit a), und zwar in erschwerter Art und Weise:hätten schon unabhängig voneinander laufende Lernprozesse eine spätere vollkommene Gewöhnung ergeben müssen, so gilt dies umso mehr bei gegenseitiger negativer Beeinflussung verschiedener Lernprozesse.

Zu Möglichkeit c). Da bei Anbieten von zwei bzw. drei Attrappen zum Erreichen der Kannphase weniger VE nötig waren als für zwei bzw. drei gesonderte Versuchsabläufe mit den einzelnen Attrappen notwendig gewesen wären, ist die Wahrscheinlichkeit, daß zwei bzw. drei sich gegenseitig positiv beeinflussende Lernprozesse während der Versuche vonstattengingen, sehr groß. Eine solche positive Beeinflussung wäre in der Art denkbar, daß invariante Merkmale der einzelnen Attrappen schnell herausgefiltert und gelernt wurden.

Zu Möglichkeit d). Würde dieses Prinzip zutreffen, so wäre es sehr wahrscheinlich, daß während der Phase der unabhängig voneinander laufenden Lern-

prozesse Gewöhnung in kleinen Schritten erfolgte, später dann bei Verkoppelung zu einem einzigen Lernprozeß dagegen in größeren Schritten. Ein Blick auf die Kurven bestätigt dies aber nicht.

Zu Möglichkeit e). Diese Möglichkeit ist nicht auszuschließen, jedoch weniger wahrscheinlich als Möglichkeit c). Die verschiedenen Attrappen liegen zeitlich so weit voneinander getrennt, daß zumindest zu Beginn der Versuche, wenn jede einzelne Attrappe erst einmal oder wenige male angeboten wurde, kein Grund dafür vorliegt, daß ein Vogel sie in den gleichen Lernprozeß einbezieht, zumal sie in ganz anderen zeitlichen Situationen eintrafen.

Am wahrscheinlichsten ist also, daß zwei bzw. drei sich gegenseitig positiv beeinflussende Lernprozesse abliefen.
Ungeordnetes Anbieten der einzelnen Reize (Abb. 44 u. Abb. 45) erschwert kontinuierliche Lernprozesse, da damit gleichzeitig zwei Faktoren der Gesamtsituation zu Inkonstanten werden: die Reihenfolge der Reize ist nicht mehr konstant, ebenso die zeitliche Beziehung der Reize zueinander. Dadurch bedingt, kommt es zu späterer Gewöhnung.

Betrachtet man die Ergebnisse aus den Spezifitätstests, so sieht man, daß Vögel, die sich schnell an eine gleichmäßige Reizsituation gewöhnt haben, stark auf veränderte Attrappen reagieren, und daß umgekehrt Vögel, die sich langsam an eine wechselnde Reizsituation gewöhnt haben, wenig bis gar nicht auf veränderte Signale antworten. Hohe Reizspezifität scheint also geringe Invariantenbildung, niedrige Reizspezifität starke Invariantenbildung zur Folge zu haben. Erklärbar ist auch dieses Phänomen mit parallel zueinander verlaufenden, sich gegenseitig positiv beeinflussenden Lernprozessen. Bei Anbieten von drei unterschiedlichen Attrappen filtern die Vögel die in allen Reizsituationen konstanten Merkmale oder Parameter heraus und ge-

wöhnen sich schnell daran. Nach Eintreten vollkommener Gewöhnung liegt dann so hohe Invariantenbildung vor, daß veränderte Reize nicht mehr oder kaum mehr beantwortet werden

Die Ergebnisse der Gedächtnistests zeigen, daß eine Informationsspeicherung umso länger vorhält, je weniger Reize gelernt und je geordneter sie im Lernexperiment dargeboten werden. Komplexe Informationen scheinen also beim Lernprozeß der Gewöhnung einer schnelleren Löschung zu unterliegen als einfache.

Abschließend seien diese Ergebnisse bezogen auf die Freilandsituation der Tiere diskutiert. Vögel müssen, wie andere Tiere auch, zu hoher Invariantenbildung in der Lage sein. Dies trifft sowohl für solche Reize zu, die wichtig für einen Organismus sind, als auch für solche, die unwichtig oder neutral sind. Viele der ein Tier umgebenden Faktoren, wenn nicht sogar alle, verändern sich ständig und treten nie in genau gleicher Weise auf. Trotzdem müssen die wichtigen Signale stets als wichtig erkannt und beantwortet werden, die unwichtigen als bedeutungslos erkannt und unbeantwortet bleiben. Voraussetzung dazu ist die Fähigkeit zur Invariantenbildung. Je differenzierter eine Umwelt ist, umso größer muß die Fähigkeit zur Invariantenbildung sein. Gleichzeitig können sich aber in einer differenzierten Umwelt mit größerer Wahrscheinlichkeit **Änderungen**, die von Bedeutung sind, ergeben als in einer einfachen. Hat sich ein Tier in einer solchen Umwelt an einen komplexen Reiz oder eine komplexe Reizsituation gewöhnt und bleibt dieser Reiz bzw. diese Reizsituation dann für einige Zeit aus, so muß das Tier bei erneutem Auftreten des Reizes bzw. der Reizsituation wieder zu reagieren in der Lage sein, da die Wahrscheinlichkeit eines unveränderten Auftretens geringer ist als bei einem einfachen Reiz bzw. einer einfachen Reizsituation. Veränderungen können aber, gerade in Bezug auf Alarmsituationen, von existenzieller Bedeutung sein.

Alternativ zur hier gegebenen Interpretation soll eine zweite Erklärungsmöglichkeit für die Versuchsergebnisse angeboten werden, die mehr auf psychologische Untersuchungen zurückgeht. Im Jahre 1900 publizierten MÜLLER & PILZECKER Experimentalbefunde folgenden Inhalts: das Behalten eines Lernstoffes wird umso mehr durch nachfolgendes oder vorausgehendes Lernen gestört, je ähnlicher sich die Lerngebiete sind. Eine Störung durch nachfolgendes Lernen nannten sie "retroaktive Hemmung", durch vorausgehendes Lernen "proaktive Hemmung". Identisch mit diesen Begriffen sind "retroaktive Interferenz" und "proaktive Interferenz" (vgl. auch HÖRMANN 1964, CORELL 1971, RUCH & ZIMBARDO 1975 u.a). Übertragen auf die hier vorliegenden Versuche wäre dann folgendes zu fordern: die Gewöhnungsexperimente mit einer, zwei oder drei Attrappen stellen den ersten Lernprozeß dar, die an diese Versuche anschließenden Spezifitätstests stellen den zweiten Lernprozeß dar. Je ähnlicher der zweite Lernprozeß dem ersten ist, umso schlechter müßten dann die Behaltensleistungen bei Überprüfung des zuerst gelernten Stoffes sein, d.h. umso höher müßten die Reaktionen der Vögel in den Gedächtnistests ausfallen. Ein Blick auf die Abb. 42 - 45 bestätigt diese Forderung. In den Experimenten von Abschnitt A wurde in den Gewöhnungsversuchen (=Lernprozeß 1) nur eine Attrappe angeboten, in den Spezifitätstests (=Lernprozeß 2) 14 Attrappen. Lernprozeß 1 und 2 unterscheiden sich stark, die Werte der Gedächtnistests liegen niedrig, d.h. die Behaltensleistung ist groß. In Abschnitt B werden sich Lernprozeß 1 (2 Attrappen) und Lernprozeß 2 (13 Attrappen) ähnlicher, in Abschnitt C schließlich noch ähnlicher (3 bzw. 12 Attrappen). Entsprechend wird die Behaltensleistung des im ersten Prozeß gelernten Stoffes immer geringer. Schließlich findet dies seine Fortsetzung in den Abschnitten D und E. Nimmt man die Attrappen IX - XIV der Spezifitätstests aus den Betrachtungen heraus (sie stellen

ja unspezifische Reize dar!), so ist die Aussage, daß sich die Lernstoffe des ersten und zweiten Lernprozesses von den Abschnitten A nach E immer ähnlicher werden, noch augenscheinlicher.
Zusammenfassend läßt sich nach dieser Alternativinterpretation folgende Aussage machen: auf die Gewöhnungsattrappe bzw. die Gewöhnungsattrappen erfolgt ein erster Lernprozeß. Mit den Spezifitätstests wird ein zweiter Lernprozeß ausgelöst, der in Form einer retroaktiven Hemmung auf den ersten Lernprozeß einwirkt und die Behaltensleistung mindert. Je ähnlicher die Spezifitätstests den Gewöhnungsversuchen sind, umso größer werden die Auswirkungen der retroaktiven Hemmung und umso geringer wird die Behaltensleistung des in den Gewöhnungsversuchen gelernten Stoffes.
Ein entscheidendes Argument gegen diese Interpretation wurde allerdings bereits im vorliegenden Kapitel geliefert: es war wahrscheinlich gemacht worden, daß bei Anbieten von zwei bzw. drei Attrappen 2 bzw. 3 parallel zueinander verlaufende, sich gegenseitig positiv beeinflussende Lernprozesse stattfinden. Würde die Theorie der retroaktiven Hemmung auf die vorliegenden Untersuchungen zutreffen, so müßte man gerade das Gegenteil erwarten: die 2 bzw. 3 stets nacheinander angebotenen Attrappen waren sich so ähnlich, daß die darauf erfolgenden Lernprozesse durch retroaktive Hemmung hätten verzögert werden müssen, d.h. sich gegenseitig negativ beeinflusst hätten. Eine endgültige Klärung, welche der beiden Interpretationen eher zutreffend ist, wäre dadurch möglich, daß man die Versuche unter Weglassen der Spezifitätstests wiederholt.

## 5.5. Gewöhnung an variante Signale II

Wie in Kap. 5.4. wurden die Tiere in den folgenden Gewöhnungsexperimenten mit mehreren Attrappen konfrontiert. Im Gegensatz zu Kap. 5.4. hörten die Tiere die verschiedenen Attrappen aber immer direkt hintereinander.

### 5.5.1. Methode

Der hier behandelte Untersuchungsteil gliedert sich wieder in fünf Abschnitte A - E. In jedem Versuchsabschnitt wurden andere Signalparameter überprüft (Tabelle 14).

In Abschnitt A wurden zwei Vögel morgens und abends jeweils direkt aufeinanderfolgend mit drei Attrappen gereizt, nämlich mit den Attrappen I, V und XV. Die Attrappen unterschieden sich im Parameter der Silbigkeit der Rufe. Dabei wurden diese immer in der Reihenfolge XV - V - I angeboten, in der Reihenfolge der Stärke ihrer Auslösewirkung also. Nach 25 Versuchseinheiten kamen zwei weitere Tiere ins Experiment. Ihnen wurden die gleichen Klangattrappen vorgespielt, jedoch in stets veränderter Anordnung, wie folgt: XV-V-I, V-XV-I, I-V-XV, XV-I-V, dann diese Reihenfolge von vorne beginnend (im Prinzip also die Anordnung 1-2-3, 2-1-3, 3-2-1, 1-3-2).

In den folgenden vier Versuchsabschnitten B - E wurde in gleicher Weise verfahren, jedoch stets mit drei anderen Attrappen:

Abschnitt B: Attrappen I, IV, VII (Unterschied im Parameter der zeitlichen Intervalle zwischen den Rufen).

Abschnitt C: Attrappen I, III, VI (Unterschied im Parameter der Lautstärke der Rufe).

Abschnitt D: Attrappen I, II, XVI (Unterschied im Parameter der Klangqualität der Rufe).
(Attrappe XVI = Attrappe I in stark übersteuerter Form).

Für den Abschnitt E wurden besondere, sich in mehreren Parametern unterscheidende Attrappen verwendet:

Tabelle 14: Übersicht über die Versuche der Abschnitte A - E.

| | Abschnitt A | | Abschnitt B | | Abschnitt C | | Abschnitt D | | Abschnitt E | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Gewöhnungsversuche mit den Attrappen: | I, V, XV | | I, IV, VII | | I, III, VI | | I, II, XVI | | XVII, XVIII, XIX | |
| Unterschied der Attrappen im Parameter: | Silbigkeit der Rufe | | Zeitliche Intervalle zwischen den Rufen | | Lautstärke der Rufe | | Klangqualität der Rufe | | Silbigkeit<br>Intervalle<br>Lautstärke<br>Klangqualität | |
| Attrappen direkt aufeinanderfolgend | X | | X | | X | | X | | X | |
| Attrappen in stets gleicher Reihenfolge | A1 | A2 | B1 | B2 | C1 | C2 | D1 | D2 | E1 | E2 |
| | X | | X | | X | | X | | X | |
| Attrappen in stets wechselnder Reihenfolge | | X | | X | | X | | X | | X |

Attrappe XVII: 20 1-silbige Pinkalarm-Rufe; kurze Intervalle zwischen den Rufen; Rufe geräuschhaft und von mittlerer Lautstärke.

Attrappe XVIII: 20 2-silbige Pinkalarm-Rufe; mittlere Intervalle zwischen den Rufen; Rufe klanghaft und von hoher Lautstärke.

Attrappe XIX: 20 3-silbige Pinkalarm-Rufe; lange Intervalle zwischen den Rufen; Rufe sehr geräuschhaft und von geringer Lautstärke.

5.5.2. Ergebnisse

Die Ergebnisse seien vorweg wieder tabellarisch aufgeführt.

Tabelle 15: Übersicht über die Ergebnisse von Abschnitt A. Verwendete Attrappen: I, V, XV (verschiedene Silbigkeit).

| Vogel 1 | Vogel 2 | Vogel 3 | Vogel 4 |
|---|---|---|---|
| ↓ | ↓ | ↓ | ↓ |
| Pro Versuchsereignis (= VE) Reizung mit den drei Attrappen in stets gleicher Reihenfolge (=geordnetes Anbieten der Attrappen) | | Pro VE Reizung mit den drei Attrappen in stets wechselnder Reihenfolge (= wechselndes Anbieten der Attrappen) | |
| ↓ | | ↓ | |
| Gewöhnung erfolgt schnell (nach 25 VE durchschnittlich noch 10 % Reaktion) | | Gewöhnung erfolgt langsam (nach 25 VE durchschnittlich noch 47 % Reaktion) | |

Tabelle 16: Übersicht über die Ergebnisse von Abschnitt B. Verwendete Attrappen: I, IV, VII (verschiedene Intervalle)

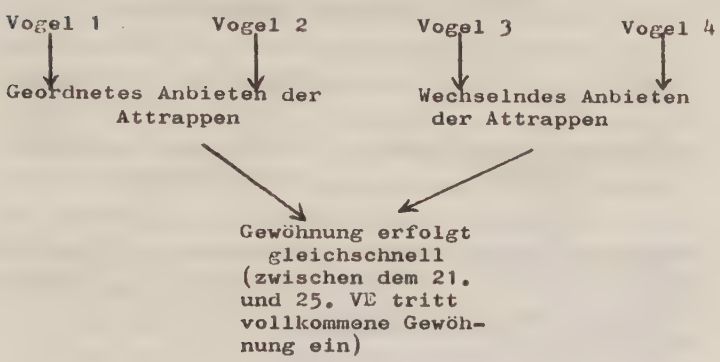

Vogel 1
Vogel 2
Vogel 3
Vogel 4
Geordnetes Anbieten der Attrappen
Wechselndes Anbieten der Attrappen
Gewöhnung erfolgt gleichschnell (zwischen dem 21. und 25. VE tritt vollkommene Gewöhnung ein)

Tabelle 17: Übersicht über die Ergebnisse von Abschnitt C. Verwendete Attrappen: I, III, VI (verschiedene Lautstärke)

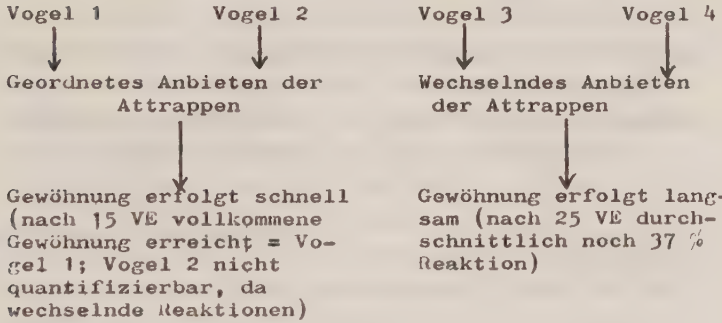

Vogel 1
Vogel 2
Vogel 3
Vogel 4
Geordnetes Anbieten der Attrappen
Wechselndes Anbieten der Attrappen
Gewöhnung erfolgt schnell (nach 15 VE vollkommene Gewöhnung erreicht = Vogel 1; Vogel 2 nicht quantifizierbar, da wechselnde Reaktionen)
Gewöhnung erfolgt langsam (nach 25 VE durchschnittlich noch 37 % Reaktion)

Tabelle 18: Übersicht über die Ergebnisse von Abschnitt D. Verwendete Attrappen: I, II, XVI (verschiedene Klangqualität)

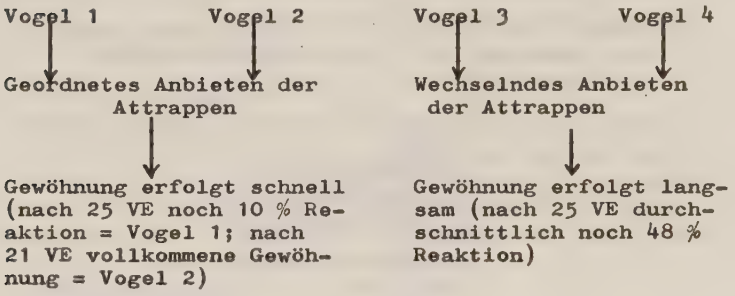
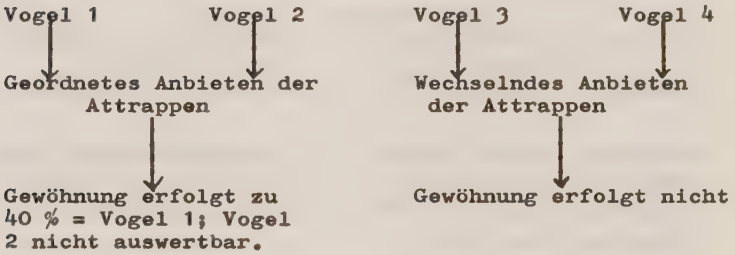

Vogel 1
Vogel 2
Vogel 3
Vogel 4
Geordnetes Anbieten der Attrappen
Wechselndes Anbieten der Attrappen
Gewöhnung erfolgt schnell (nach 25 VE noch 10 % Reaktion = Vogel 1; nach 21 VE vollkommene Gewöhnung = Vogel 2)
Gewöhnung erfolgt langsam (nach 25 VE durchschnittlich noch 48 % Reaktion)

Tabelle 19: Übersicht über die Ergebnisse von Abschnitt E. Verwendete Attrappen: XVII, XVIII, XIX (verschiedene Parameter variant)




Für die einzelnen Versuchsabschnitte wurden jeweils Tiere zusammengestellt, bei denen in früheren Versuchen gleiche Alarmverhaltensweisen auftraten: bei den Abschnitten A, B und E kamen Vögel in die Experimente, die früher stets mit Pinkalarm auf die Attrappen reagiert hatten, bei den Abschnitten C und D solche, die mit Verharren geantwortet hatten. Dadurch sollte eine bessere Vergleichbarkeit der Ergebnisse erreicht werden. Drei von zehn Versuchstieren durchkreuzten dieses Konzept allerdings.

Nachfolgend soll auf die einzelnen Ergebnisse eingegangen werden (Abb. 47 - 51). Um die Vergleichbarkeit zu erleichtern, wurden Prozentdarstellungen gewählt, wobei der jeweils erste Wert hundert Prozent entspricht. Auf Mittelwertskurven wurde verzichtet, da erstens generell nur von zwei Tieren Werte gewonnen wurden, zweitens in zwei Fällen nur von einem Tier Werte vorlagen (Abb. 49 u. 51) und drittens in einem Fall verschiedene Reaktionen in die Darstellung eingegangen wären (Abb. 50). Aus diesen genannten Gründen sollte auch auf statistische Tests verzichtet werden.

Die Experimente von Abschnitt A hatten zum Ergebnis, daß die Tiere, denen die Attrappen in stets gleicher Reihenfolge angeboten wurden, nach 25 Versuchsereignissen (=VE) nur noch sehr geringe Reaktionen zeigten (durchschnittlich 10 %). Wesentlich höhere Reaktionen erbrachte zu diesem Zeitpunkt noch die Reizung der beiden anderen Tiere, die die Attrappen in immer wechselnder Reihenfolge hörten (durchschnittlich 47 % Reaktion) (Abb. 47).

In Abschnitt B reichten für alle 4 Tiere 25 VE aus, um vollkommene Gewöhnung zu erreichen (Abb. 48). Die Kurven unterscheiden sich zwar individuell, nicht jedoch prinzipiell. Anbieten der drei Attrappen, die sich in der Länge der zeitlichen Intervalle zwischen den Rufen unterscheiden, bringt in konstanter und wechselnder Reihenfolge also gleiche Ergebnisse.

Im ersten Teil von Versuchsabschnitt C ließ sich ein Vogel nicht auswerten, da er mit ständig wechselndem Verhalten auf die drei Attrappen reagierte, die sich diesmal in der Lautstärke unterschieden. Konstantes Anbieten der Attrappen hatte schnelle Gewöhnung zur Folge (nach 15 VE vollkommene Gewöhnung), ein Wechsel in der Reihenfolge der Attrappen ergab nach 25 VE noch relativ hohe Reaktionen ( durchschnittlich 37 %) (Abb. 49).

Gleiches gilt auch für die Versuche von Abschnitt D, bei dem sich die drei Attrappen in der Klangqualität unterschieden (Abb. 50).

Im letzten Versuchsabschnitt E schließlich wurde mit drei Attrappen gearbeitet, die sich gleichzeitig in 5 Parametern unterschieden (Silbigkeit, Lautstärke, zeitliche Intervalle, Klangqualität, Gesamtdauer). Bot man sie in konstanter Reihenfolge an, so erfolgte nach 25 VE zu 40 % Gewöhnung. Hier liegen allerdings nur die Werte von einem Tier vor, da das zweite Tier nach dem 9. VE nicht mehr auszuwerten war. Anbieten der Attrappen in stets wechselnder Abfolge ergab nach 25 VE keinerlei Gewöhnung (Abb. 51).
Generell trifft also für die Versuche mit allen verwendeten Attrappen zu, daß bei Anbieten in stets konstanter Reihenfolge gute Gewöhnung erzielt werden konnte; in den meisten Fällen war sie nach 25 VE vollkommen erreicht. Bot man die Attrappen in stets wechselnder Reihenfolge an, so erfolgte zwar auch Gewöhnung, die jedoch in allen Fällen wesentlich geringer war; lediglich im letzten Versuch mit Attrappen verschiedener varianter Parameter fand hier keinerlei Reduktion des Alarmverhaltens statt. Weiteres Lernen bis zum Erreichen der Kannphase wäre bei Fortführung der Versuche über das 25. VE hinaus sicher auch bei den Tieren zu beobachten gewesen, denen man die Attrappen stets wechselnd anbot. Auffallend war bei den Versuchen, daß die Vögel ohne Ausnahme sehr geringe absolute Werte in ihren Reaktionen zeigten. Da jeweils drei Attrappen direkt hintereinander in die Boxen eingespielt wurden, wären Reaktionen zu erwarten gewesen, die über denen aus Kap. 5.4. liegen, da dort nur je eine Attrappe pro VE angeboten wurde. De facto lagen sie aber darunter. Als Erklärung kommt in Frage, daß die Vögel aus früheren Versuchen die Boxen noch kannten. So zeigten sie von Anfang an geringere Reaktionen. Der höchste akustische Wert lag bei 150 Pinkrufen, der höchste Wert für das Verharren bei 2' 25''.

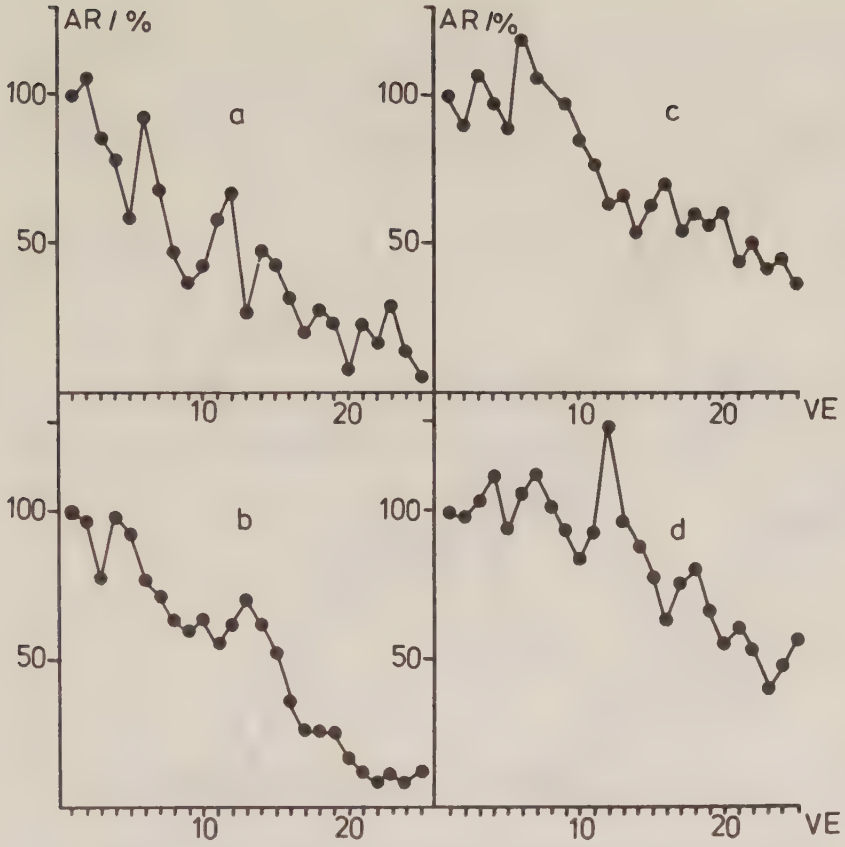



Abb. 47: Verlauf der Gewöhnung der 4 Vögel in Versuchsabschnitt A an die Attrappen I, V und XV. a und b: Attrappen in stets gleicher Reihenfolge vorgespielt; c und d: Attrappen in stets wechselnder Reihenfolge vorgespielt. AR = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

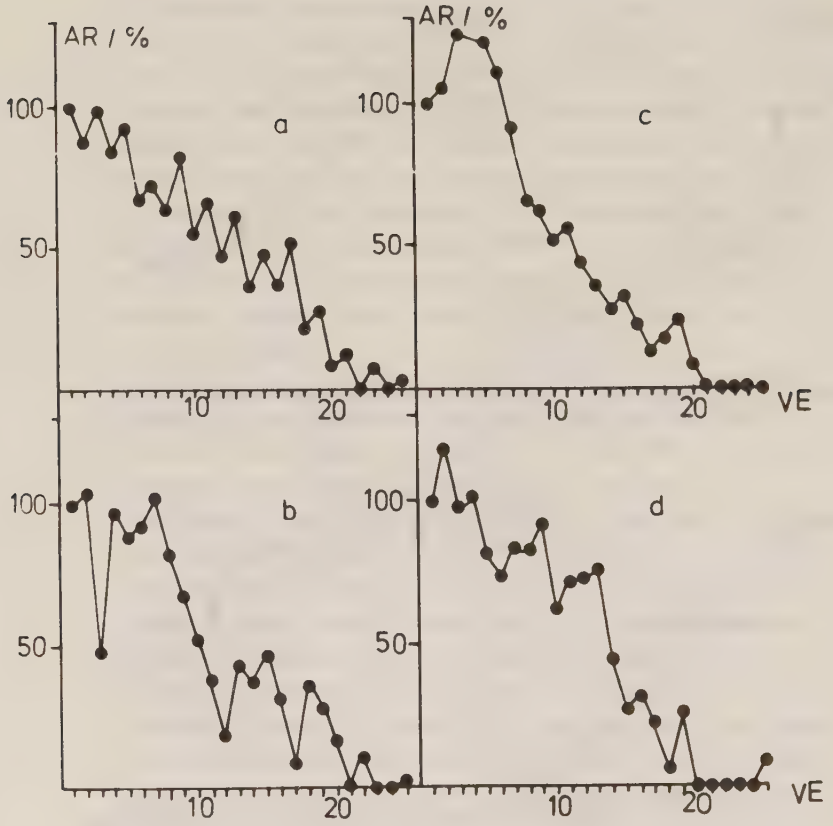



Abb. 48: Verlauf der Gewöhnung der 4 Vögel in Versuchsabschnitt B an die Attrappen I, IV und VII. a und b: Attrappen in stets gleicher Reihenfolge vorgespielt; c und d: Attrappen in stets wechselnder Reihenfolge vorgespielt. AR = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

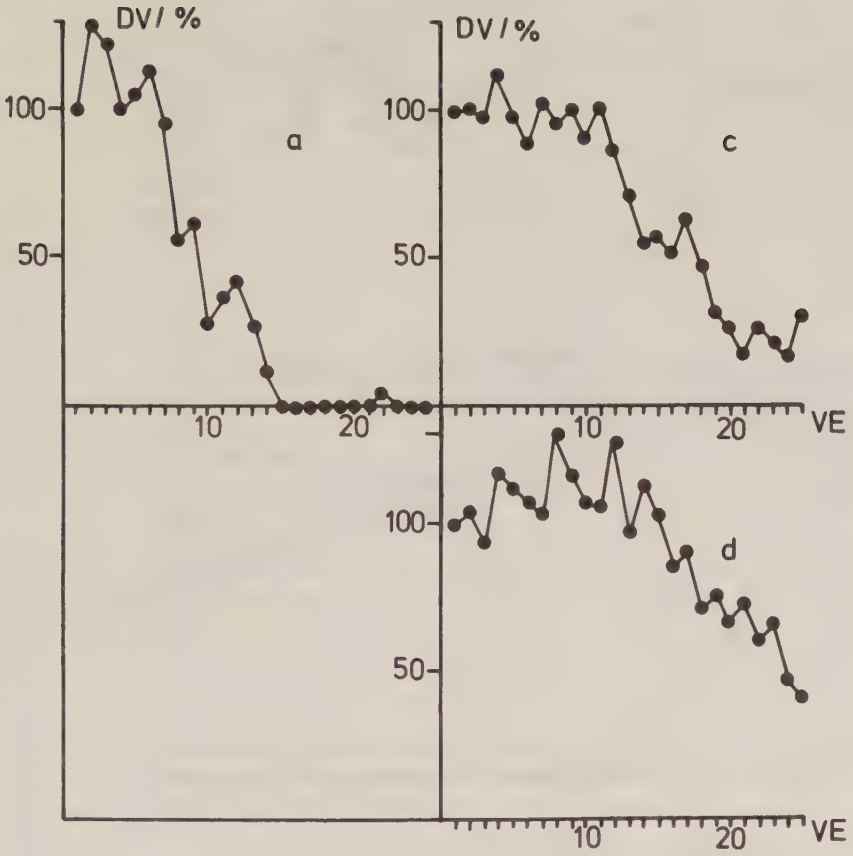



Abb. 49: Verlauf der Gewöhnung der 3 Vögel in Versuchsabschnitt C an die Attrappen I, III und VI. a: Attrappen in stets gleicher Reihenfolge vorgespielt; c und d: Attrappen in stets wechselnder Reihenfolge vorgespielt. DV = Dauer des Verharrens; VE = Versuchsereignis.

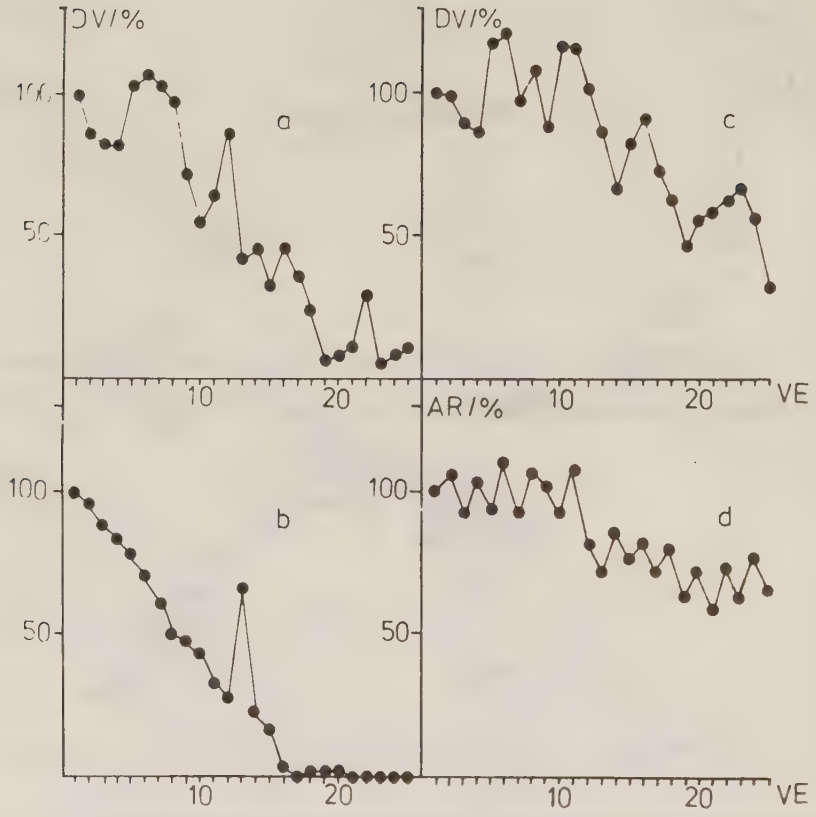



Abb. 50: Verlauf der Gewöhnung der 4 Vögel in Versuchsabschnitt D an die Attrappen I, II und XVI. a und b: Attrappen in stets gleicher Reihenfolge vorgespielt; c und d: Attrappen in stets wechselnder Reihenfolge vorgespielt. DV = Dauer des Verharrens; AR = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

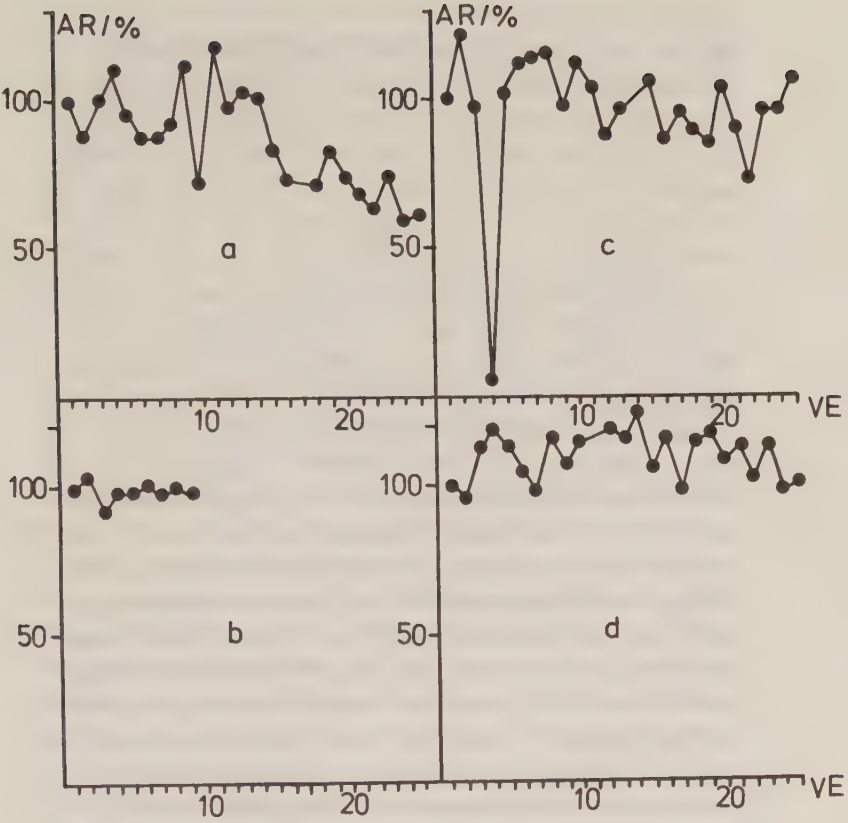



Abb.51: Verlauf der Gewöhnungsexperimente mit den 4 Vögeln in Versuchsabschnitt E an die Attrappen XVII, XVIII und XIX. a und b: Attrappen in stets gleicher Reihenfolge vorgespielt; c und d: Attrappen in stets wechselnder Reihenfolge vorgespielt.
AR = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

5.5.3. Diskussion

In den in Kap. 5.4. dargestellten Versuchen der Abschnitte C und E wurden, wie auch in den hier behandelten, Buchfinken mit drei verschiedenen Klangattrappen konfrontiert. Bot man ihnen die Attrappen in immer gleicher Reihenfolge an, so trat schneller Gewöhnung ein als in dem Fall, daß man ihnen die Attrappen in wechselnder Abfolge vorspielte. Daraus ließ sich die Aussage ableiten, daß Gewöhnung an variante Signale umso schneller erfogt, je geordneter diese angeboten werden. Wie die Abb. 47, 49, 50 und 51 zeigen, trifft dies auch für die vorliegenden Versuche zu. Dennoch ist zwischen den Versuchen des Kap. 5.4. und den hier besprochenen ein Unterschied: bot man dort pro Versuchsereignis immer nur eine der drei Attrappen an, so wurden hier bei jedem VE alle drei direkt hintereinander angeboten. Jede Versuchssituation unterschied sich also dort von der folgenden durch die angebotene Klangattrappe, wohingegen hier alle Versuchssituationen gleich waren, da immer die selben drei Attrappen angeboten wurden. Insgesamt waren die Bedingungen bei den vorliegenden Experimenten also konstanter, was ein wesentlich schnelleres Lernen ermöglichte. Dazu kam noch, daß hier jede einzelne Attrappe häufiger angeboten wurde.

Für die mit drei Attrappen durchgeführten Versuche des Kap. 5.4. wurde die Hypothese formuliert, daß drei parallel zueinander verlaufende, sich gegenseitig positiv beeinflussende Lernprozesse vonstattengehen. Ob sich diese Hypothese auch für die hier behandelten Versuche halten läßt, ist unsicher. Da aber pro VE alle drei Attrappen direkt hintereinander angeboten wurden, ist denkbar, daß sie in nur einen einzigen Lernprozeß eingingen. In dem Fall, daß auch hier für jede Attrappe ein gesonderter Lernprozeß abgelaufen wäre, hätte man ein schnelleres Erreichen vollkommener Gewöhnung erwarten müssen, da jede einzelne Klangattrappe relativ oft angeboten wurde. Auch die Tiere von Abschnitt E hät-

ten dann eine höhere Lernleistung erbringen müssen. Vor allem aber wären geringere Unterschiede zwischen den Versuchen mit konstanter Reizabfolge und denen mit varianter Reizabfolge zu erwarten gewesen, da in beiden Fällen alle drei Attrappen zu jedem VE immer wieder auftauchten. Hier ist also eher die Hypothese aufzustellen, daß nur ein Lernprozeß ablief, in dem ein sehr komplexer Reiz verarbeitet werden mußte. Variante Reizabfolge vergrößerte die Komplexität. In Abschnitt E schließlich waren die Reize so komplex, denn die Attrappen wichen gleichzeitig in 5 Parametern voneinander ab, daß Lernen nur in geringem Maße (Abb. 51 a) bzw. gar nicht mehr möglich war (Abb. 51 c und d).

Die verschiedenen Ergebnisse und Überlegungen der Kap. 5.4. und 5.5. führen zu folgender Gesamthypothese: Buchfinken können sich an wiederholt auftretende variante Signale gewöhnen, und zwar umso schneller, je konstanter die Abfolge der Signale ist, d.h. je weniger variant das zeitliche Muster ist. Zeitlich voneinander getrennte variante Signale werden in parallel zueinander verlaufenden, sich gegenseitig positiv beeinflussenden Prozessen gelernt, zeitlich eng gekoppelte variante Signale gehen in einen gemeinsamen Lernprozeß ein. Durch variantes Anbieten einzelner Parameter wird eine gewöhnungsmindernde Wirkung erzielt. Die gleichzeitige Varianz mehrerer Parameter wird positiv verrechnet, d.h. die gewöhnungsmindernde Wirkung steigt.

Die Versuche von Abschnitt B weichen von den anderen ab: hier erfolgte Gewöhnung auf in varianter Reihenfolge dargebotene Reize ebenso schnell wie auf solche, die in konstanter Reihenfolge vorgespielt wurden. Daraus könnte man ableiten, daß verschiedene zeitliche Intervalle zwischen den Rufen gar nicht als verschieden registriert werden. Dem widersprechen aber die Ergebnisse früherer Spezifitätstests: Attrappen mit veränderten zeitlichen Intervallen wurden stets wieder beantwortet, die Abweichungen

also wahrgenommen. Alternativ bietet sich dann als Erklärung an, daß die Vögel zu sehr rascher Invariantenbildung in der Lage sind, wenn gleichzeitig verschiedene, aber lediglich in den Intervallen abweichende Attrappen vorgespielt werden.

## 5.6. Der Einfluß von Isolation auf die Gewöhnung

Da in den gesamten Laborexperimenten die Versuchstiere sehr hohen Isolationszeiten ausgesetzt waren, sollte in einem abschließenden Versuchsteil überprüft werden, wie sich Isolation auf den Lernprozeß der Gewöhnung auswirkt. Die aus diesen Versuchen resultierenden Ergebnisse könnten eventuelle isolationsbedingte Effekte aufzeigen und Fehlinterpretationen der gesamten Gewöhnungsexperimente vermeiden helfen.

### 5.6.1. Methode

Der Versuch gliederte sich in die Abschnitte A - D. In den Abschnitten A und B wurde der Einfluß von Isolation auf Einzeltiere überprüft. In Abschnitt A kamen drei Männchen 10 Tage lang jeweils einzeln in eine schalldichte Box. Die einzige Durchbrechung ihrer Isolation war die alle zwei Tage durchgeführte Fütterung, die ca. 1 Minute dauerte. Im Anschluß an diese 10-tägige Isolationszeit erfolgte morgens und abends eine Reizung mit Attrappe I. Nach Reduktion des Alarmverhaltens bis auf Null wurden die Tiere an den folgenden Tagen morgens und abends mit je einer abgewandelten Klangattrappe konfrontiert. Für diese Tests, die als Spezifitätstests dienen sollten, wurden die Attrappen II - VI verwendet, spezifische Alarmreize also. Nach Beendigung der Spezifitätstests erfolgte nach 2, 5 und 10 Tagen immer morgens mit Attrappe I ein Gedächtnistest. Diese Versuche mit 10-tägiger Isolation sollten verglichen werden mit solchen, in denen die Tiere nur zwei Tage lang isoliert waren. Auf die Durchführung dieser Experimente konnte allerdings verzichtet werden, da in Abschnitt A der Versuche an variante Signale I (Kap. 5.4.) bereits diese Bedingungen an drei Vögeln getestet worden waren, lediglich in einem anderen Zusammenhang. Abschnitt A von Kap. 5.4. ist also gleichzeitig Abschnitt B dieses Kapitels. Eine Abweichung in den Versuchsbe-

dingungen ergibt sich allerdings dadurch, daß dort zwischen den Gewöhnungsexperimenten und den Gedächtnistests die Spezifität der Attrappen II - XV überprüft wurde, in den vorliegenden Versuchen aber nur die der Attrappen II - VI.

In den Abschnitten C und D wurden die gleichen Versuche wie in A und B mit Buchfinken-Paaren durchgeführt. (Zur Versuchsabfolge siehe auch Tabelle 20).

Weiterhin waren Versuche geplant, in denen einzelne Vögel vor Reizbeginn 20 Tage lang isoliert waren. Sie mußten jedoch abgebrochen werden, da von den drei ins Experiment genommenen Tieren eines am 16. und ein weiteres am 18. Tag tot in der Box lag. Die beiden Tiere waren stark abgemagert, da sie Futter und Wasser nicht aufnahmen. Das dritte Tier wurde dann sofort aus der Box genommen.
Ein 30 Tage lang isoliertes Buchfinken-Paar überstand die lange Isolationszeit ohne erkennbaren Schaden, kam aber nicht ins Experiment.

Tabelle 20: Übersicht über die Versuchsabschnitte A - D.

| | Abschnitt A | Abschnitt B | Abschnitt C | Abschnitt D |
|---|---|---|---|---|
| Versuchstiere | 3 Männchen, einzeln in der Versuchsanlage | 3 Männchen, einzeln in der Versuchsanlage | 3 Paare, paarweise in der Versuchsanlage | 2 Paare, paarweise in der Versuchsanlage |
| Dauer der Isolation vor Reizbeginn (in Tagen): | 10 | 2 | 10 | 2 |
| Gewöhnungsversuche mit Attrappe: | I | I | I | I |
| Spezifitätstests mit den Attrappen: | II - VI | II - VI | II - VI | II - VI |
| Gedächtnistests nach 2, 5 und 10 Tagen mit Attrappe: | I | I | I | I |

5.6.2. Ergebnisse

Die 10 Tage lang isolierten Vögel des Versuchsabschnitts A lernten die Reize der immer wieder dargebotenen Attrappe I sehr schnell als unwirksam kennen und gewöhnten sich vollkommen. Ihre Reaktionen auf die anschließenden Spezifitätstests waren sehr stark, teilweise lagen sie über den Ausgangsreaktionen zu Beginn der Gewöhnungsversuche. Die Gedächtnistests nach 2, 5 und 10 Tagen ergaben ebenfalls sehr hohe Werte. (Abb 52 - 54).

In Versuchsabschnitt B erreichten die Tiere später vollkommene Gewöhnung. Die Reaktionen auf die Spezifitätsattrappen lagen niedriger, die Gedächtnistests erbrachten keine bis sehr geringe Antworten der Vögel (Abb. 55 - 57).

Zwischen den Ergebnissen der 10 und der 2 Tage lang isolierten Buchfinken-Paare der Abschnitte C und D sind keine Unterschiede erkennbar (Abb. 58 - 61). Abschnitt C wurde mit 3 Paaren durchgeführt, jedoch ließen sich nur von zwei Paaren die Ergebnisse quantifizieren. Beim dritten Paar zeigten beide Vögel von VE zu VE wechselnde Reaktionen. Abschnitt D wurde mit nur zwei Paaren durchgeführt, da insgesamt nur 5 Buchfinken-Paare zur Verfügung standen.

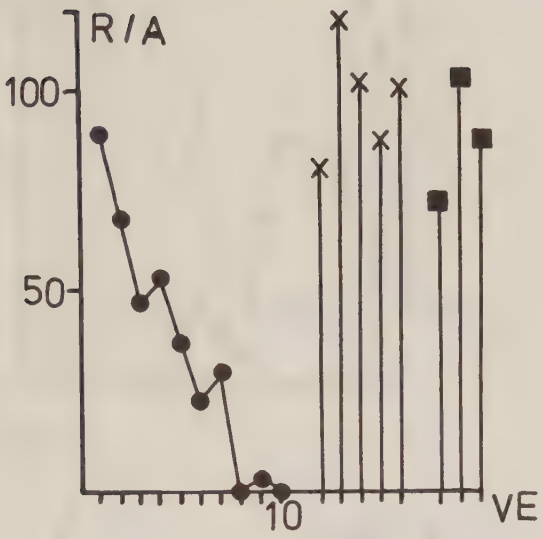



Abb. 52: Ergebnisse des 10 Tage lang isolierten Buchfinken 1. —●— = Gewöhnungsverlauf an Attrappe I; x = Werte der Spezifitätstests mit den Spezifitätsattrappen II - VI; ■ = Werte der Gedächtnistests mit Attrappe I nach 2, 5 und 10 Tagen. R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

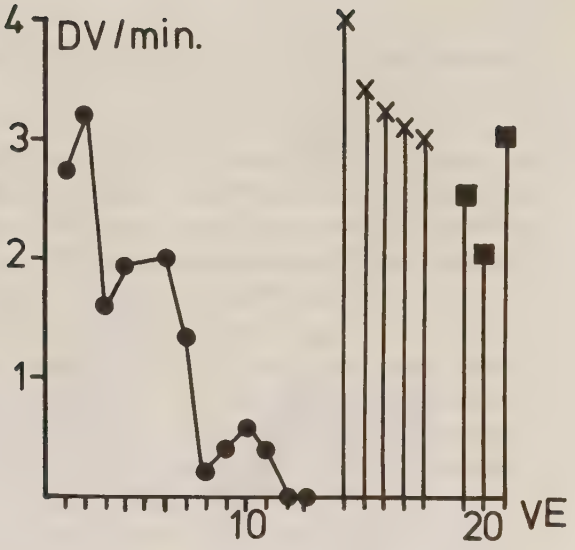
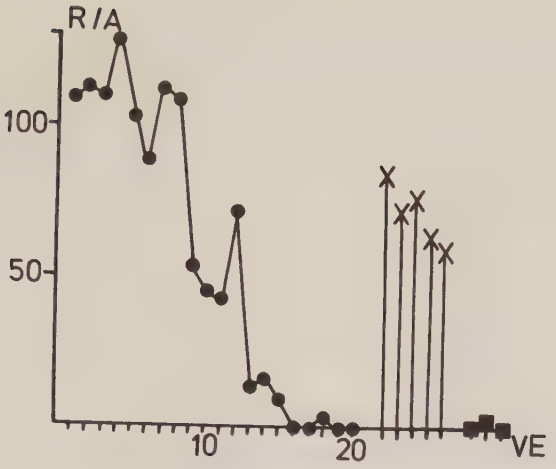


Abb. 53 (oben) und Abb. 54 (unten): Ergebnisse der 10 Tage lang isolierten Buchfinken 2 und 3. —●— = Gewöhnungsverlauf an Attrappe I; x = Werte der Spezifitätstests mit den Spezifitätsattrappen II - VI; ■ = Werte der Gedächtnistests mit Attrappe I nach 2, 5 und 10 Tagen. DV/min. = Dauer des Verharrens in Minuten; VE = Versuchsereignis



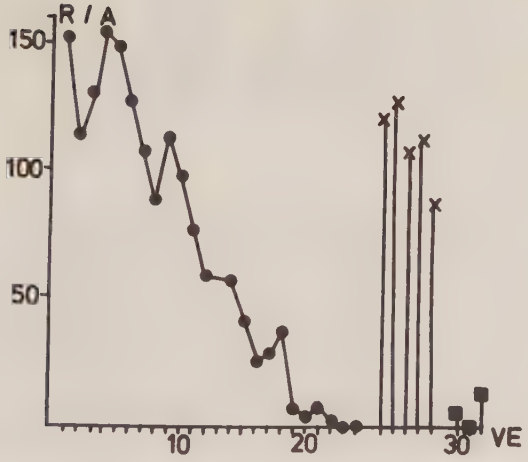




Abb. 55 (oben) und Abb. 56 (unten): Ergebnisse der zwei Tage lang isolierten Buchfinken 1 und 2. —●— = Gewöhnungsverlauf an Attrappe I; x = Werte der Spezifitätstests mit den Spezifitätsattrappen II - VI; ■ = Werte der Gedächtnistests mit Attrappe I nach 2, 5 und 10 Tagen. R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

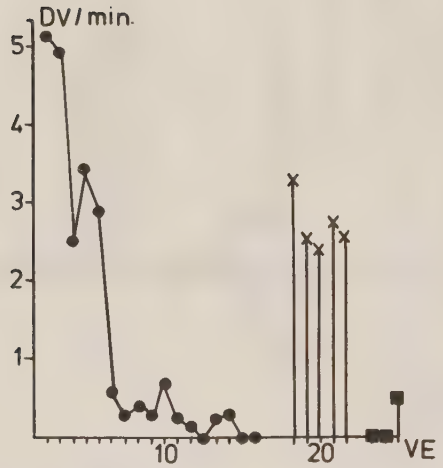
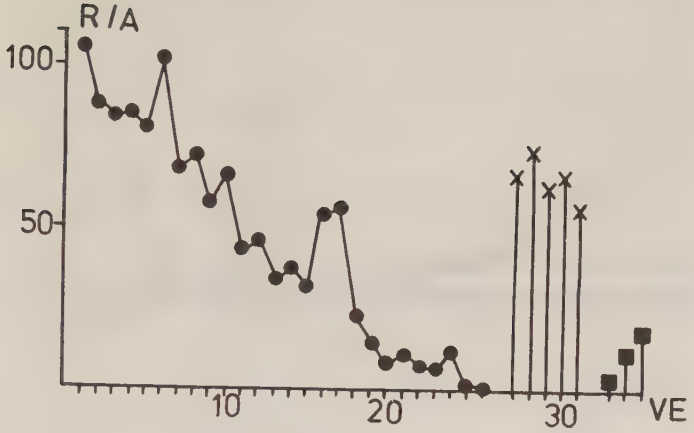



Abb. 57: Ergebnisse des zwei Tage lang isolierten Buchfinken 3. —●— = Gewöhnungsverlauf an Attrappe I; x = Werte der Spezifitätstests mit den Spezifitätsattrappen II - VI; ■ = Werte der Gedächtnistests mit Attrappe I nach 2, 5 und 10 Tagen. DV/min. = Dauer des Verharrens in Minuten; VE = Versuchsereignis.



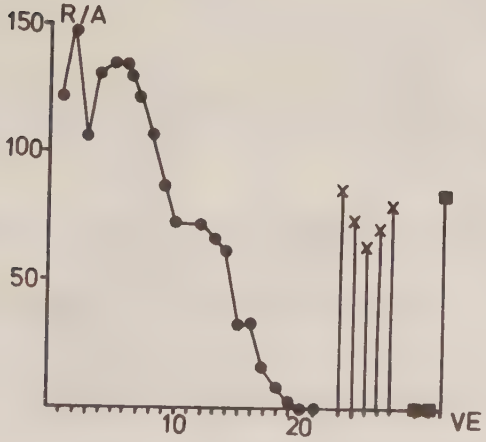
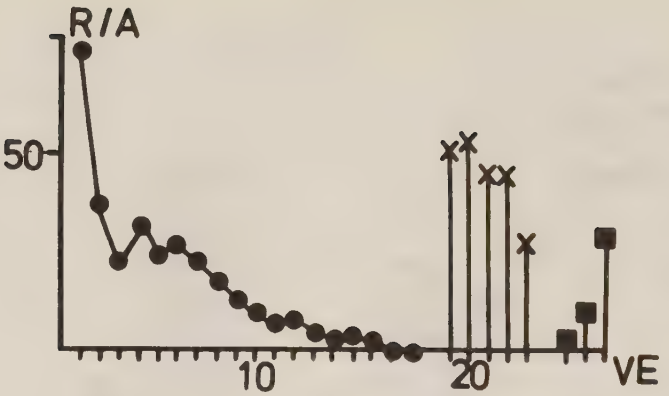




Abb. 58 (oben) und Abb. 59 (unten): Ergebnisse der 10 Tage lang isolierten Buchfinken-Paare 1 und 2. —●— = Gewöhnungsverlauf an Attrappe I; x = Werte der Spezifitätstests mit den Spezifitätsattrappen II - VI; ■ = Werte der Gedächtnistests mit Attrappe I nach 2, 5 und 10 Tagen. R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.



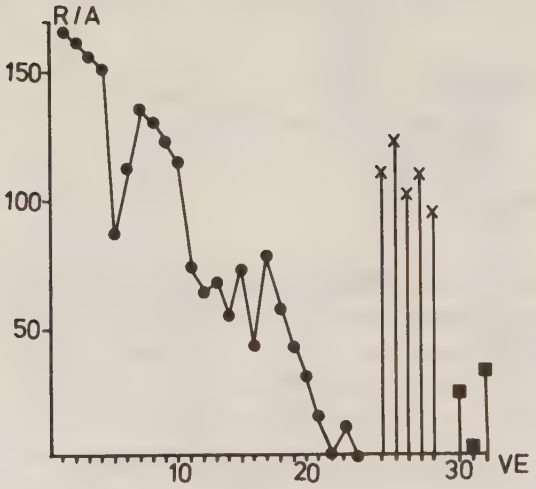




Abb. 60 (oben) und Abb. 61 (unten): Ergebnisse der 2 Tage lang isolierten Buchfinken-Paare 1 und 2. —●— = Gewöhnungsverlauf an Attrappe I; x = Werte der Spezifitätstests mit den Spezifitätsattrappen II - VI; ■ = Werte der Gedächtnistests mit Attrappe I nach 2, 5 und 10 Tagen. R/A = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

Um die Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu erleichtern, wurden die Kurven in Prozent umgerechnet, wobei jeweils der erste Wert den 100 % - Wert darstellt. Für die Vögel, die gleiche Reaktionen zeigten, also Verharren oder Rufen, sind Mittelwertskurven der zuvor in Prozent normierten Einzelkurven angegeben (Abb. 62).

Ein Vergleich der Reaktionen der drei Vögel aus Abschnitt A mit 10-tägiger Isolation mit denen der drei Vögel aus Abschnitt B mit nur 2-tägiger Isolation zeigt, daß im ersten Fall eine schnellere Reduktion des Alarmverhaltens erfolgt, die Attrappen der Spezifitätstests heftiger beantwortet werden und die Werte der Gedächtnistests um Vieles höher liegen (Abb. 62 a und b).

Zwischen den Ergebnissen der 10 Tage und 2 Tage lang isolierten Paare ist kein Unterschied erkennbar (Abb. 62 c und d).

In den Tabellen 21 - 24 sind die Standardabweichungen der Mittelwertskurven der Abb. 62 a-d angegeben.

Tabelle 21: Standardabweichungen zur Abb. 62 a (verharrende Vögel)

| Gewöhnungskurve | | | | Spezifitätstests | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| VE | 1 | S | 0,0 | II | S | 37,4 |
| | 2 | | 30,3 | III | | 32,2 |
| | 3 | | 22,8 | IV | | 8,9 |
| | 4 | | 6,0 | V | | 18,0 |
| | 5 | | / | VI | | 7,2 |
| | 6 | | 50,1 | | | |
| | 7 | | 16,6 | Gedächtnistests | | |
| | 8 | | 50,0 | 1 | S | 24,4 |
| | 9 | | 12,6 | 2 | | 12,2 |
| | 10 | | 14,9 | 3 | | 23,5 |
| | 11 | | 3,6 | | | |
| | 12 | | 0,0 | | | |
| | 13 | | 13,1 | | | |

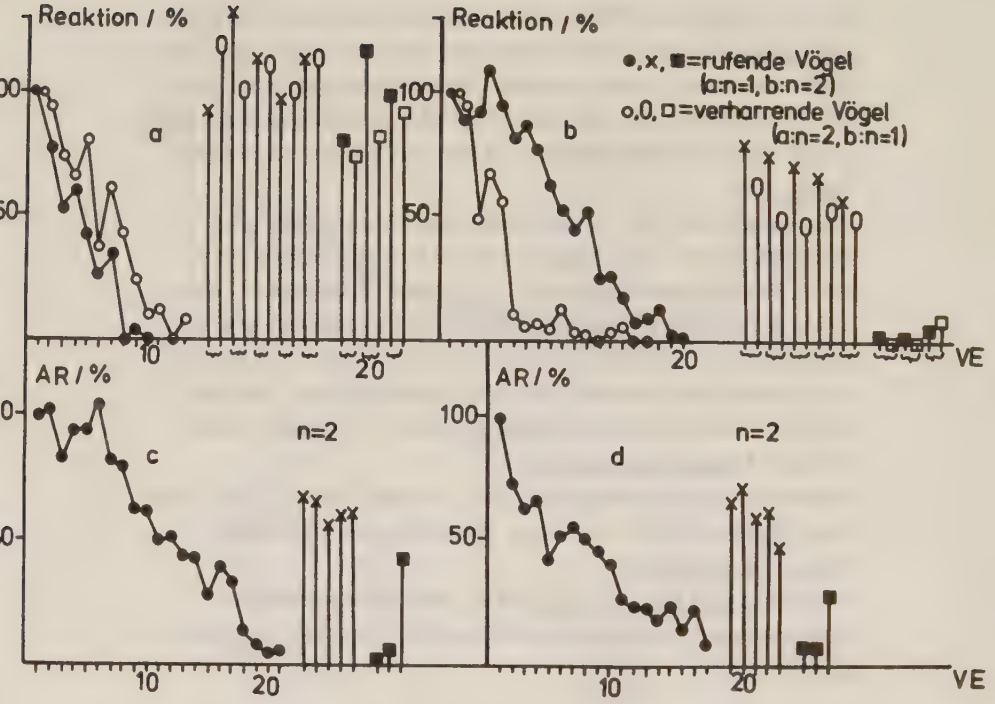



Abb. 62: Ergebnisse der Isolationsversuche; in Prozent normierte (Mittelwerts-) darstellungen. a und b: Ergebnisse der einzeln isolierten Vögel; c und d: Ergebnisse der paarweise isolierten Vögel. —●— und —○— = Verlauf der Gewöhnung an Attrappe I; x und 0 = Werte der Spezifitätstests mit den Spezifitätsattrappen II - VI; ■ und □ = Werte der Gedächtnistests mit Attrappe I nach 2, 5 und 10 Tagen. AR = Anzahl der Rufe; VE = Versuchsereignis.

Tabelle 22: Standardabweichungen zur Abb. 62 b (rufende Vögel)

| Gewöhnungskurve | | | Spezifitätstests | | |
|---|---|---|---|---|---|
| VE 1 | S | 0,0 | II | S | 0,6 |
| 2 | | 19,9 | III | | 11,7 |
| 3 | | 10,6 | IV | | 0,1 |
| 4 | | 11,3 | V | | 10,5 |
| 5 | | 2,7 | VI | | 1,0 |
| 6 | | 1,5 | | | |
| 7 | | 22,7 | Gedächtnistests | | |
| 8 | | 29,4 | 1 | S | 2,3 |
| 9 | | 17,9 | 2 | | 1,2 |
| 10 | | 15,7 | 3 | | 5,5 |
| 11 | | 7,9 | | | |
| 12 | | 19,4 | | | |
| 13 | | 17,3 | | | |
| 14 | | 16,0 | | | |
| 15 | | 12,0 | | | |
| 16 | | 11,1 | | | |
| 17 | | 12,4 | | | |
| 18 | | 15,2 | | | |
| 19 | | 2,7 | | | |
| 20 | | 1,8 | | | |

Tabelle 23: Standardabweichungen zur Abb. 62 c

| Gewöhnungskurve | | | Spezifitätstests | | |
|---|---|---|---|---|---|
| VE 1 | S | 0,0 | II | S | 4,7 |
| 2 | | 26,5 | III | | 7,6 |
| 3 | | 5,4 | IV | | 5,9 |
| 4 | | 18,7 | V | | 3,3 |
| 5 | | 24,3 | VI | | 9,3 |
| 6 | | 8,8 | | | |
| 7 | | 24,9 | Gedächtnistests | | |
| 8 | | 12,9 | 1 | S | 2,0 |
| 9 | | 10,8 | 2 | | 8,1 |
| 10 | | 2,8 | 3 | | 36,5 |
| 11 | | 12,8 | | | |
| 12 | | 10,2 | | | |
| 13 | | 15,9 | | | |
| 14 | | 10,3 | | | |
| 15 | | 3,0 | | | |
| 16 | | 17,2 | | | |
| 17 | | 29,1 | | | |
| 18 | | 10,9 | | | |
| 19 | | 8,3 | | | |
| 20 | | 6,1 | | | |
| 21 | | 6,7 | | | |

Tabelle 24: Standardabweichungen zur Abb. 62 d

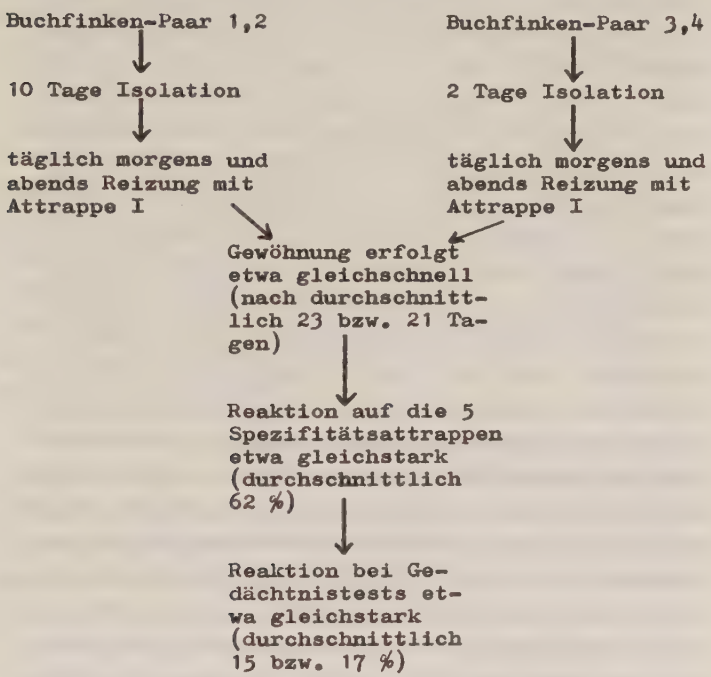
| Gewöhnungskurve | | | Spezifitätstests | | |
|---|---|---|---|---|---|
| VE 1 | S | 0,0 | II | S | 0,0 |
| 2 | | 35,0 | III | | 3,2 |
| 3 | | 42,7 | IV | | 1,7 |
| 4 | | 35,3 | V | | 5,2 |
| 5 | | 14,0 | VI | | 15,1 |
| 6 | | 21,9 | | | |
| 7 | | 37,2 | Gedächtnistests | | |
| 8 | | 39,2 | 1 | S | 8,4 |
| 9 | | 39,5 | 2 | | 7,9 |
| 10 | | 41,1 | 3 | | 12,6 |
| 11 | | 25,1 | | | |
| 12 | | 19,4 | | | |
| 13 | | 25,3 | | | |
| 14 | | 20,2 | | | |
| 15 | | 27,4 | | | |
| 16 | | 16,5 | | | |
| 17 | | 33,2 | | | |
| 18 | | 24,2 | | | |

Abschließend seien die Ergebnisse noch einmal tabellarisch wiedergegeben.

Tabelle 25: Übersicht über die Ergebnisse von Abschnitt A und Abschnitt B

| Buchfinken-Männchen 1,2,3 | Buchfinken-Männchen 4,5,6 |
|---|---|
| ↓ | ↓ |
| 10 Tage Isolation | 2 Tage Isolation |
| ↓ | ↓ |
| täglich morgens und abends Reizung mit Attrappe I | täglich morgens und abends Reizung mit Attrappe I |
| ↓ | ↓ |
| Gewöhnung erfolgt schnell (nach durchschnittlich 12 Tagen) | Gewöhnung erfolgt langsam (nach durchschnittlich 20 Tagen) |
| ↓ | ↓ |
| Reaktion auf die 5 Spezifitätsattrappen heftig (durchschnittlich 108 %) | Reaktion auf die 5 Spezifitätsattrappen geringer (durchschnittlich 60 %) |
| ↓ | ↓ |
| Reaktion bei Gedächtnistests hoch ( durchschnittlich 90 %) = geringe Gedächtnisleistung | Reaktion bei Gedächtnistests gering (durchschnittlich 3 %) = hohe Gedächtnisleistung |

Tabelle 26: Übersicht über die Ergebnisse von Abschnitt C und Abschnitt D


Buchfinken-Paar 1,2
10 Tage Isolation
täglich morgens und abends Reizung mit Attrappe I
Buchfinken-Paar 3,4
2 Tage Isolation
täglich morgens und abends Reizung mit Attrappe I
Gewöhnung erfolgt etwa gleichschnell (nach durchschnittlich 23 bzw. 21 Tagen)
Reaktion auf die 5 Spezifitätsattrappen etwa gleichstark (durchschnittlich 62 %)
Reaktion bei Gedächtnistests etwa gleichstark (durchschnittlich 15 bzw. 17 %)

5.6.3. Diskussion

Die Ergebnisse dieses Versuchs zeigen, daß Isolation auf einzelne Tiere einen ganz erheblichen Einfluß ausübt. Schirmt man Tiere sehr lange (10 Tage) von ihrer Außenwelt ab, so erfolgt auf einen wiederholt dargebotenen konstanten Reiz, hier eine Pinkalarm-Klangattrappe, eine schnellere Reaktionsabnahme als bei nur zwei Tage lang isolierten Tieren. Hohe Isolationszeit scheint also die Fähigkeit zu einer Gewöhnungslernleistung zu erhöhen. Die Reaktionen sehr lange isolierter Tiere auf veränderte Signale (auch auf solche, die nur geringfügig verändert sind) sind viel heftiger als die der nur kurze Zeit isolierten Tiere. Hohe Isolationszeit (= reizarme Umwelt) scheint also Invariantenbildung zu hemmen. Möglicherweise aber steigt einfach nur die allgemeine Reaktions-Handlungsbereitschaft durch Isolation immer mehr an. Desgleichen zeigen langzeitlich isolierte Vögel bei Gedächtnistests höhere Reaktionen als kurzzeitlich isolierte. Die Speicherfähigkeit des Gelernten scheint bei Ihnen also geringer zu sein. Es ist anzunehmen, daß für alle drei genannten Phänomene, nämlich schnelle Lernleistung, geringe oder ausbleibende Invariantenbildung und kurze Speicherfähigkeit, ein durch die lange Isolation bedingter Effekt vorliegt, der die Tiere schädigt. Diese Aussage wird dadurch erhärtet, daß die Versuche mit 20-tägiger Isolation bei zwei von drei Vögeln zum Tod führten, da sie eine Nahrungsaufnahme verweigerten, weswegen der Versuch dann abgebrochen werden mußte, um nicht auch noch das dritte Versuchstier zu verlieren. Entsprechend kann gefolgert werden, daß in alle in dieser Arbeit besprochenen Laborexperimente isolationsbedingte Effekte eingingen, da die Tiere in nahezu allen Versuchen hohen Isolationszeiten ausgesetzt waren. Die Ergebnisse sind deshalb unter diesem Aspekt mit einer genügend kritischen Distanz zu betrachten. Allerdings scheint ein Isolationseffekt in die unter Kap. 5.4. und 5.5. dar-

gestellten Versuche nur schwach oder aber in anderer, nicht erkennbarar Form eingegangen zu sein: die Tiere mit den längsten Aufenthaltszeiten in den Boxen hätten sonst die höchsten Reaktionen bei den Spezifitätstests zeigen müssen. Sie waren es aber gerade, die auf die Spezifitätsattrappen am wenigsten reagierten. Möglicherweise hat allein die zweimalige tägliche Konfrontation mit einer Klangattrappe einen mildernden Einfluß auf die Isolation ausgeübt. Während der sehr langen Zeit der Gedächtnistests wurden die Boxen, wie bereits früher besprochen, täglich für eine Zeit geöffnet, was sich sicher ebenfalls mildernd auf die Isolation auswirkte.

Abschließend seien die Ergebnisse der paarweise isolierten Vögel besprochen. In den Abb. 58 - 61 sind die Reaktionen von Männchen und Weibchen jeweils addiert dargestellt. Es fällt auf, daß die absoluten Werte der Reaktionen von einem Paar nicht höher liegen als die absoluten Werte der Reaktionen von Einzelvögeln. Möglicherweise liegt hier ein Fall von "Kompensation" vor, indem die Tiere, gemeinsam mit einer Alarmsituation konfrontiert, zusammen eine gleichhohe Reaktion zeigen wie ein einzelner Vogel, der alleine in einer Alarmsituation ist. Unter Zuhilfenahme der Reafferenztheorie (v.HOLST & MITTELSTAEDT, 1950) bietet sich für dieses Phänomen folgende Erklärung an: die eigenen Alarmrufe eines Vogels gehen als reafferente Meldung, die des Partners als exafferente Meldung über die Rezeptoren ein und werden positiv miteinander verrechnet.

Bei den paarweise isolierten Vögeln ergeben sich keine Unterschiede in der Intensität ihrer Reaktionen, weder beim Lernprozeß der Gewöhnung, noch bei Spezifitätstests, noch bei Gedächtnistests. Die Dauer der Isolation spielt hier also keine Rolle. Durch das Vorhandensein eines Artgenossen (im vorliegenden Fall eines andersgeschlechtlichen) wird

der Isolationseffekt aufgehoben. Dieses Beispiel zeigt, wie wichtig Artgenossen für Tiere sind, um ein normales Verhalten zeigen zu können und Schädigungen zu verhindern.

Zusammenfassung

Der Arbeit liegen im wesentlichen drei Fragestellungen zugrunde:
a. Können sich im Freiland lebende Buchfinken an konstant dargebotene arteigene Alarmrufe gewöhnen und wie verläuft ggfs. der Gewöhnungsprozeß?
b. Können sich Buchfinken unter konstanten Bedingungen im Laborversuch an mehrere, in verschiedenen Parametern voneinander abweichende arteigene Alarmsignale gewöhnen, d.h. sind sie zur Invariantenbildung in der Lage?
c. Wie werden die verschiedenen Signalparameter bei den Tieren miteinander verrechnet?

1. Zunächst wurde für 14 Klangattrappen, die in den Experimenten Verwendung finden sollten, ihre von der Gewöhnung unabhängige relative Wirksamkeit überprüft. Die Attrappen wurden aus Tonaufnahmen natürlichen Buchfinkenalarms sowie aus verschiedenen Geräuschen zusammengestellt.
   Art und Intensität der Reaktionen auf die Klangattrappen schwanken von Tier zu Tier.
   Die relative Wirksamkeit der verschiedenen Attrappen deckt sich z.T., weist aber z.T. erhebliche Unterschiede auf. Die relative Wirksamkeit der Attrappen mit unspezifischen Reizen (bezogen auf das Alarmverhalten) ist am geringsten.
   Aus dem breiten Spektrum der Alarmreaktionen des Buchfinken ließen sich nur das akustische Verhalten und das Verharren exakt erfassen und quantifizieren. Dies gilt auch für alle nachfolgenden Versuche.
2. Frei lebende Buchfinken gewöhnen sich, wie zu erwarten, an Menschen (in diesem Fall an meine Person): sie reduzieren ihr Alarmverhalten relativ schnell, z.T. bis auf Null. Der Gewöhnungsverlauf ist quantitativ dargestellt.
3. Wird im Freiland lebenden Buchfinken-Paaren täglich zur gleichen Zeit die gleiche Pinkalarm-Klangattrappe angeboten, so tritt langzeitlich

eine starke Reduzierung des Alarmverhaltens ein, d.h. es erfolgt Gewöhnung.
Das Auftreten natürlicher Feinde sowie brutbiologische Ereignisse (Schlüpfen und Ausfliegen der Jungen u.a.) haben zur Folge, daß das Alarmverhalten auf die Attrappen, bedingt durch die sich ändernde Handlungsbereitschaft, wieder ansteigt. Anschließend fällt es erneut ab. Die Ergebnisse deuten darauf hin, daß nach dem Auftreten von Feinden sich das bereits vorher erreichte Lernniveau wiederherstellt. Für die brutbiologischen Ereignisse kommen drei Möglichkeiten in Frage: entweder ist die Störung nur längerfristiger Natur und verzögert das Einstellen des alten Niveaus, oder die Abrufung des Gelernten wird gehemmt, oder aber der Speicherinhalt wird gelöscht, sodaß ganz neu gelernt werden muß.
Experimente mit in einzelnen Parametern abgewandelten Klangattrappen lassen vermuten, daß die Tiere zur Invariantenbildung in der Lage sind.
Ein untersuchts Paar zeigte in den Gewöhnungsversuchen nur eine sehr schwache Reaktionsabnahme: es hatte sein Nest in der Nähe eines bewohnten Elsternnestes und, dadurch bedingt, wohl ständig eine hohe Handlungsbereitschaft zum Alarmverhalten.
Rufende, gerade flügge gewordene Jungvögel verstummten sofort nach Einsetzen der Klangattrappe.
In Siedlungsbereichen lebende Paare zeigten niedrigere Ausgangsreaktionen sowie schnellere und stärkere Gewöhnung als in der offenen Landschaft lebende Paare. Dies wird auf den geringeren Feinddruck und die wahrscheinlich daraus resultierende geringere Alarmverhalten-Handlungsbereitschaft zurückgeführt.

4. Die Tiere eines aus 9 Vögeln bestehenden Winterschwarmes, der in einer Freiflug-Voliere gehalten wurde, gewöhnten sich vollständig an eine ihnen täglich dargebotene Pinkalarm-Klangattrappe.

Spezifitätstests mit in einzelnen Parametern abgewandelten Klangattrappen erbrachten nur geringe bis keine Reaktionen und deuten somit auf starke Invariantenbildung hin.
Gesangsbeginn der Männchen hatte einen vorübergehenden Anstieg des bereits bis auf Null reduzierten Alarmverhaltens zur Folge. Der sich verändernde hormonelle Zustand der Tiere hatte wahrscheinlich einen Anstieg der Alarmverhalten-Handlungsbereitschaft zur Folge.
Gedächtnistests ergaben, daß die Information im Lernprozeß der Gewöhnung sehr stabil gespeichert worden war.

5. Buchfinken gewöhnen sich unter konstanten Bedingungen in Laborversuchen an mehrere, in verschiedenen Parametern abgewandelte arteigene Alarmsignale.
Je mehr verschiedene Signale angeboten werden, umso länger dauert es, bis Gewöhnung eintritt.
Je geordneter voneinander abweichende Signale dargeboten werden, umso schneller erfolgt Gewöhnung an diese Signale.
Es wird die Hypothese aufgestellt, daß zeitlich voneinander getrennte variante Signale in parallel zueinander verlaufenden, sich gegenseitig positiv beeinflussenden Prozessen gelernt werden, zeitlich eng gekoppelte variante Signale aber in einen gemeinsamen Lernprozeß eingehen. Durch variantes Anbieten einzelner Parameter wird eine gewöhnungsmindernde Wirkung erzielt. Die gleichzeitige Varianz mehrerer Parameter wird positiv verrechnet, d.h. die gewöhnungsmindernde Wirkung steigt.
Hohe Reizspezifität in den Gewöhnungsversuchen scheint geringe Invariantenbildung, niedrige Reizspezifität hohe Invariantenbildung zur Folge zu haben. Darauf deuten die Spezifitätstests mit in einzelnen Parametern abgewandelten Attrappen hin, die umso höhere Werte erbrachten, je spezifischer die bei der Gewöhnung gelernten Reize waren.
Gedächtnistests zeigten, daß eine Informations-

speicherung umso länger vorhält, je weniger Reize gelernt und je geordneter sie im Lernexperiment dargeboten wurden.

6. Da alle vorliegenden Laborversuche mit langen Isolationszeiten für die Vögel verbunden waren, sollte abschließend geklärt werden, wie sich Isolation auf den Gewöhnungsprozeß auswirkt. Einzelne Buchfinken wurden einer 10-tägigen Isolationszeit ausgesetzt. Anschließend erfolgten mit ihnen Gewöhnungsversuche, Spezifitätstests und Gedächtnistests. In gleicher Weise wurde mit 2 Tage lang isolierten Einzelvögeln verfahren.
   Die länger isolierten Vögel zeigten einen schnelleren Gewöhnungsverlauf, heftigere Antworten in d den Spezifitätstests und höhere Reaktionen bei den Gedächtnistests als die nur 2 Tage lang isolierten Vögel. Es ist anzunehmen, daß für alle drei Phänomene ein durch die lange Isolation bedingter Effekt vorliegt.
   10 Tage und 2 Tage lang isolierte Buchfinken-Paare zeigten keine Unterschiede in den Experimenten. Durch das Vorhandensein eines Artgenossen wird der Isolationseffekt offensichtlich aufgehoben.
7. Buchfinken-Paare zeigen zusammen keine höheren absoluten akustischen Alarmreaktionen auf ihnen angebotene Pinkalarm-Klangattrappen als Einzeltiere. Dieses Phänomen wird nach der Reafferenztheorie erklärt.

Literaturverzeichnis

ARMSTRONG, E.A. (1963): A study of bird song.- New York, Toronto

ASCHOFF, J. & HONMA, K. (1959): Art- und Individualmuster der Tagesperiodik.- Z.vergl. Physiol. 42: 383 - 392

BECKER-CARUS, C., BUCHHOLTZ, CH., ETIENNE, A., FRANCK, D., MEDIONI, J., SCHÖNE, H., SEVENSTER, P., STAMM, R.A. & TSCHANZ, B. (1972): Motivation, Handlungsbereitschaft, Trieb.- Z. Tierpsychol. 30: 321 - 326

BERGMANN, H.-H. (1978): Individuelle Merkmale von Lautäußerungen der Vögel.- Vogelkdl. Hefte Waldeck-Frankenberg Fritzlar-Homberg 4: 9 - 36

BROOKS, R.J. & FALLS, J.B. (1975 a): Individual recognition by song in white-throated sparrows. I. Discrimination of songs of neighbors and strangers.- Can.J.Zool. 53: 879 - 888

Ders. & Ders. (1975 b): Individual recognition by song in white-throated sparrows.III. Song features used in individual recognition.- Can.J. Zool. 53: 1749 - 1761

BUCHHOLTZ, CH. (1971): Verhaltensphysiologische Mechanismen des Lernens.- Psychol. Beitr. 13: 57 - 78

Dies. (1973): Das Lernen bei Tieren. Verhaltensänderung durch Erfahrung.- Stuttgart

BÜRGER, M. (1972): Gewöhnung an fluchtauslösende Reize bei Nannacara anomala L., Cichlidae.- Staatsexamensarbeit (Marburg/L.)

CAREW, T.J., PINSKER, H.M. & KANDEL, E.R. (1972): Long-term habituation of a defensive withdrawal reflex in Aplysia.- Science 175: 451 - 454

CAREW, T.J. & KANDEL, E.R. (1973): Acquisition and retention of long-term habituation in Aplysia: correlation of behavioral and cellular processes.- Science 182: 1158 - 1160

CASTELLUCCI, V., PINSKER, H., KUPFERMANN, J. & KANDEL, E.R. (1970): Neuronal mechanisms of habituation and dishabituation in the gill withdrawal reflex of Aplysia.- Science 167: 1745 - 1748

CASTELLUCCI, V. & KANDEL, E.R. (1976): An invertebrate system for the cellular study of habituation and sensitization.- pp. 1 - 47 in: TIGHE, T.J. & LEATON, R.N., eds. (1976): Habituation. Perspektives from child development, animal behavior, and neurophysiology.- New York, Toronto

CLAYTON, F.L. & HINDE, R.A. (1968): Habituation and recovery of aggressive display in Betta splendens.- Behav. 30: 96 - 106

CORELL, W. (1971): Lernen und Verhalten. Grundlagen der Optimierung von Lernen und Lehren.- Frankfurt a.M.

CURIO, E. (1969): Funktionsweise und Stammesgeschichte des Flugfeinderkennens einiger Darwinfinken (Geospizinae).- Z. Tierpsychol. 26: 394 - 487

DAAN, S. (1976): Light intensity and the timing of daily activity of Finches (Fringillidae).- Ibis 118: 223 - 236

EBER, G. (1956): Vergleichende Untersuchungen über die Ernährung einiger Finkenvögel.- Biol. Abh. 13/14

FALLS, J.B. & BROOKS, R.J. (1975): Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. Effects of location.- Can.J.Zool. 53: 1412 - 1420

FILE, S.E. (1973 a): Long-term retention of behavioural habituation in the rat.- Anim. Behav. 21: 585 - 589

Dies. (1973 b): Inter-stimulus interval and the rate of behavioural habituation.- Q.Jl.exp.Psychol. 25: 360 - 367

FLEUSTER, W. (1973): Versuche zur Reaktion freilebender Vögel auf Klangattrappen verschiedener Buchfinkenalarme.- J.Orn 114: 417 - 428

FRANZISKET, L. (1953): Untersuchungen zur Spezifität und Kumulierung der Erregungsfähigkeit und zur Wirkung einer Ermüdung in der Afferenz bei Wischbewegungen des Rückenmarkfrosches.- Z.vergl. Physiol. 34: 525 - 538

GIEBEL, H.D. (1957): Visuelles Lernvermögen bei Einhufern.- Zool.Jb. (Allg.Zool.) 67: 487 - 520

GLASER, E.M. (1968): Die physiologischen Grundlagen der Gewöhnung.- Stuttgart

GORMAN, M.L. (1974): The endocrine basis of pair-formation behaviour in the male Eider Somateria mollissima.- Ibis 116: 451 - 465

GROSS, H. (1974): Lernprozesse beim Beutefang der Larve von Aeschna cyanea MÜLL. (Odonata) in ihrer Abhängigkeit von exogenen und endogenen Faktoren.- Diplomarbeit (Marburg/L.)

HEILIGENBERG, W. (1964): Ein Versuch zur ganzheitsbezogenen Analyse des Instinktverhaltens eines Fisches (Pelmatochromis subocellatus kribensis Boul., Cichlidae).- Z. Tierpsychol. 21: 1 - 52

HINDE, R.A. (1954): Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (Fringilla coelebs). II. The waning of the response.- Proc. Roy. Soc. (Lond.), B, 142: 331 - 358

HOLST, E.v. & MITTELSTAEDT, H. (1950): Das Reafferenzprinzip.- Naturwiss. 37: 464 - 476

HÖRMANN, H. (1964): Die Bedingungen für das Behalten, Vergessen und Erinnern.- pp. 225 - 283 in: GOTTSCHALDT, K., LERSCH, PH., SANDER, F. & THOMAE, H., Hrsg. (1964): Handbuch der Psychologie in 12 Bänden. 1. Band: Allgemeine Psychologie. I. Der Aufbau des Erkennens. 2. Halbband: Lernen und Denken.- Göttingen

HORN, G. & HINDE, R.A. (1970): Short-term changes in neural activity and behaviour.- Cambridge

KANDEL, E.R. (1970): Nerve cells and behavior.- Sci.Am. 223: 57 - 71

Ders. (1976): Cellular basis of behavior. An introduction to behavioral neurobiology.- San Francisco

KRAMER, E. (1972): Eine Analyse des Fangschlags der Larve von Aeschna cyanea MÜLL. (Odonata) nach Konnektivdurchtrennung.- Diplomarbeit (Marburg/L.)

KRASNE, F.B. (1973): Learning in crustacea.- In: CORNING, W.C. et al., eds. (1973): Invertebrate learning. Band 2.- New York, London

Ders. (1976): Invertebrate systems as a means of gaining insight into the nature of learning and memory.- pp. 401 - 429 in: ROSENZWEIG, M.R. & BENNETT, E.L., eds. (1976): Neural mechanisms of learning and memory.- Cambridge, London

KUPFERMANN, J., CASTELLUCCI, V., PINSKER, H. & KANDEL, E.R. (1970): Neuronal correlates of habituation and dishabituation of the gill withdrawal reflex of Aplysia.- Science 167: 1743 - 1745

LORENZ, K. (1961): Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens.- Z.Tierpsychol. 18: 139 - 187

MARLER, P. (1952): Variation in the song of the chaffinch Fringilla coelebs.- Ibis 94: 458 - 472

Ders. (1956 a): Behaviour of the chaffinch (Fringilla coelebs).- Behaviour, Suppl. V

Ders. (1956 b): The voice of the chaffinch and its function as language.- Ibis 98: 231 - 261

MAZOCHIN-PORSHNVAKOV, G.A. (1969): Die Fähigkeit der Bienen, visuelle Reize zu generalisieren.- Z. vergl. Physiol. 65: 15 - 28

MELZACK, R. (1961): On the survival of mallard ducks after "habituation" to the hawk-shaped figure.- Behav. 17: 9 - 16

MÜLLER, G.E. & PILZECKER, A. (1900): Experimentelle Beiträge zur Lehre vom Gedächtnis.- Z.Psychol., Erg.Bd. 1

NEWTON, I. (1967): The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches.- Ibis 109: 33 - 98

Ders. (1972): Finches.- London

NÜRNBERGER, F. (1978): Jahreszeitliche Veränderungen im Gesang des Buchfinken (Fringilla coelebs).- Diplomarbeit (Marburg/L.)

PEEKE, H.V.S. (1969): Habituation of conspecific aggression in the three-spined stickleback (Gasterosteus aculeatus L.).- Behav. 35: 137 - 156

Ders. & PEEKE, S.C. (1970): Habituation of conspecific aggressive response in the siamese fighting fish (Betta splendens).- Behav. 36: 232 - 245

Ders. & HERZ, M.J., eds. (1973): Habituation. Bd.1 und 2.- New York, London

PINSKER, H. (1970): Habituation in the gill withdrawal reflex of Aplysia.- Science 167: 1740 - 1745

POULSON, H. (1951): Inheritance of learning in the song of the chaffinch (Fringilla coelebs L.).- Behav. 3: 216 - 228

PRECHTL, H.F.R. (1953): Zur Physiologie der angeborenen auslösenden Mechanismen I. Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel.- Behav. 5: 32 - 50

RENSCH, B. & R. ALTEVOGT (1953): Visuelles Lernvermögen eines indischen Elefanten.- Z. Tierpsychol. 10: 119 - 134

ROMMEL, K. (1953): Die Expansion der Wacholderdrossel -Turdus pilaris L.- nach Mitteleuropa.- Vogelring 22: 90 - 135

ROSENZWEIG, M.R. & BENNETT, E.L., eds. (1976): Neural mechanisms of learning and memory.- Cambridge, London

RUCH, F.L. & ZIMBARDO, P.G. (1975): Lehrbuch der Psychologie.- Berlin, Heidelberg, New York

RYDEN, O. (1970): On the behaviour in an alarm-evoking, constant stimulus situation in a "natural experiment". Observations on a pair of herring gulls (Larus argentatus) and common terns (Sterna hirundo) breeding on the same islet.- J.Orn 111: 48 - 53

SAXENA, A. (1960): Lernkapazität, Gedächtnis und Transpositionsvermögen bei Forellen.- Zool.Jb. (Allg. Zool.) 69: 63 - 94

SCHEER, G. (1950): Vom Vogelsang am frühen Morgen.- Orn.Mitt. 2: 3 - 6

Ders. (1952 a): Beobachtungen und Untersuchungen über die Abhängigkeit des Frühgesanges der Vögel von inneren und äußeren Faktoren.- Biol. Abh. 3-4: 1 - 68

Ders. (1952 b): Über Schlafgewohnheiten einiger Vögel.- Schrift. Naturschutzstelle Darmstadt 3: 13 - 25

SCHLEIDT, M. (1954): Untersuchungen über die Auslösung des Kollerns beim Truthahn (Meleagris gallopavo).- Z. Tierpsychol. 11: 417 - 435

SCHLEIDT, W.M. (1961): Reaktionen von Truthühnern auf fliegende Raubvögel und Versuche zur Analyse ihrer AAM's.- Z. Tierpsychol. 18: 534 - 560

SCHUBERT, M. & OEHLER, J. (1970): Zur Reaktionsweise eines Zeisigs auf gefilterte Kontaktrufe.- Experientia 26: 898

SCHÜZ, E. (1971): Grundriß der Vogelzugskunde.- Berlin, Hamburg

SCHWARTZKOPFF, J. (1955): Über das Hören der Vögel.- Naturwiss. Rdsch. 8: 344 - 347

STANLEY, J.C. (1976): Network models of habituation.- COINS Technical Report 76 - 13

STIEVE, H. (1950): Der Gesang der Vögel und seine Abhängigkeit von den Keimdrüsen.- Syllegomena biologica, 413 - 428

STRUCK, B., KRÖLL, R. & MICHELS, H. (1976): Ausbreitung der Wacholderdrossel (Turdus pilaris) im Raum Düsseldorf.- Charadrius 12: 20 - 23

SUNKEL, W. (1952): Die Wacholderdrossel Turdus pilaris L. in Hessen.- Vogelring 21: 1 - 21

SZLEP, R. (1964): Change in the response of spiders to repeated web vibrations.- Behav. 23: 203 - 239

THIELCKE, G. (1970 a): Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen.- Vogelwarte 25: 204 - 229

Ders. (1970 b): Vogelstimmen.- Berlin, Heidelberg, New York

THOMPSON, R.F. & SPENCER, W.A. (1966): Habituation: A model phenomenon for the study of neuronal substrates of behaviour.- Psychol. Rev. 73: 16 - 43

THORPE, W.H. (1963): Learning and instincts in animal.- London

TIGHE, T.J. & LEATON, R.N., eds. (1976): Habituation. Perspectives from child development, animal behavior, and neurophysiology.- New York, Toronto

WEHNER, R. & LINDAUER, M. (1966): Zur Physiologie des Formensehens bei der Honigbiene. I. Winkelunterscheidung an vertikal orientierten Streifenmustern.- Z.vergl. Physiol. 52: 290 - 324

WINE, J.J. & KRASNE, F.B. (1972): The organization of escape behavior in the crayfish.- J. Exp. Biol. 56: 1 - 18

WINE, J.J. et al. (1975): Habituation and inhibition of the lateral giant fibre escape response.- J. Exp. Biol. 62: 771 - 782

WYERS, E.J., PEEKE, H.V.S. & HERZ, M.J. (1973): Behavioral habituation in invertebrates.- In: PEEKE, H.V.S. & HERZ, M.J., eds. (1973): Habituation. Band 1.- New York, London

ZUCCHI, H. (1975): Gewöhnung an arteigene Alarmrufe beim Buchfinken Fringilla coelebs L. (Aves, Passeriformes, Fringillidae).- Diplomarbeit (Marburg/L.)

ZUCCHI, H. & BERGMANN, H.-H. (1975): Long-term habituation to species-specific alarm-calls in a songbird (Fringilla coelebs L.).- Experientia 31: 817 - 818

ZUCCHI, H. (1976): Zur Herbst- und Winternahrung des Buchfinken.- Gefiederte Welt 100: 96 - 97

Ders. (1979): Do free-living songbirds habituate to species-specific alarm-calls?- Experientia (im Druck)

Danksagungen

Frau Prof. Dr. Chr. Buchholtz danke ich herzlich für die Überlassung des Themas und die mir gewährte Unterstützung.

Allen Mitgliedern und ehemaligen Mitgliedern der Arbeitsgruppe Verhaltensphysiologie am Fachbereich Biologie, die mir in irgendeiner Weise hilfreich zur Seite standen, bin ich ebenfalls zu Dank verpflichtet, insbesondere den Herren Dr. H.-H. Bergmann und H. Gross.

Schließlich gilt mein Dank Herrn K. Bergmann, der mir beim Bau der Versuchsanlage mit Rat und Tat zur Seite stand.

Lebenslauf

Am 11. 2. 1950 wurde ich als drittes Kind des Lehrers Otto Zucchi und seiner Ehefrau, der Hausfrau Frieda Zucchi, geb. Gorgaß, in Kassel-Harleshausen geboren.
Von Ostern 1956 - Ostern 1960 war ich Schüler der Volksschule Kassel-Harleshausen. Ab Ostern 1960 besuchte ich das staatliche humanistische Friedrichsgymnasium in Kassel und legte dort im Juni 1968 mein Abitur ab. Vom WS 1968/69 bis zum Wintersemester 1974/75 studierte ich an der Philipps-Universität in Marburg die Fächer Zoologie, Botanik, Chemie und Biochemie. Nebenbei besuchte ich Veranstaltungen der Fächer Geologie, Psychologie und Pädagogik. Im Januar 1975 beendete ich mein eigentliches Studium mit dem Diplom in Biologie. Als Hauptfach wählte ich Zoologie, in dem ich auch die Diplomarbeit anfertigte. Als Nebenfächer wählte ich Botanik, Chemie, und Biochemie. In den Monaten Februar und März 1975 hatte ich eine vorübergehend unbesetzte Stelle eines wissenschaftlichen Bediensteten am Fachbereich Biologie inne. In den Monaten April 1975 - Juli 1976 führte ich einen Lehrauftrag an der Martin-Luther-Schule in Marburg und verschiedene andere Arbeiten durch.
Im April 1976 begann ich die Anfertigung meiner Doktorarbeit bei Frau Prof. Dr. Chr. Buchholtz im Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg.
Von Mai 1976 bis Oktober 1978 stand mir ein Graduiertenstipendium der Universität zur Verfügung.
Die Deutsche Forschungsgemeinschaft hat meine Doktorarbeit finanziell unterstützt (Programm Be 617/5).
Seit 1973 arbeite ich im hessischen Naturschutz mit.
Seit April 1978 bin ich Mitarbeiter der Volkshochschule Marburg.

Im März 1971 heiratete ich meine Frau Sabine, geb. Hannes, die seit Februar 1978 Studienrätin an der Gesamtschule in Gladenbach ist. Am 12. 8. 1971 wurde unser erster Sohn Stefan Matthias (Matti) geboren, am 26. 12. 1977 kam unser zweiter Sohn Frederick zur Welt.